Série A, n° 370

N° D'ORDRE
1037

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES,

PAR

JULES ANGLAS,

PRÉPARATEUR DES TRAVAUX PRATIQUES DE ZOOLOGIE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS (P.C.N.).

1re **THÈSE.** — OBSERVATIONS SUR LES MÉTAMORPHOSES INTERNES DE LA GUÊPE ET DE L'ABEILLE.

2e **THÈSE.** — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 30 juin 1900 **devant la Commission d'examen.**

MM. G. BONNIER, *Président*
MUNIER-CHALMAS, } *Examinateurs.*
GIARD, }

LILLE,
IMPRIMERIE L. DANEL,

1900.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547226_0046

Série A, n° 370
N° D'ORDRE
1037

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES,

PAR

JULES ANGLAS,

PRÉPARATEUR DES TRAVAUX PRATIQUES DE ZOOLOGIE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS (P.C.N.).

1re **THÈSE.** — OBSERVATIONS SUR LES MÉTAMORPHOSES INTERNES DE LA GUÊPE ET DE L'ABEILLE.

2e **THÈSE.** — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 30 juin 1900 **devant la Commission d'examen.**

MM. G. BONNIER, *Président*
MUNIER-CHALMAS, } *Examinateurs.*
GIARD, }

LILLE,
IMPRIMERIE L. DANEL,

1900

UNIVERSITE DE PARIS.

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS.

MM.

Doyen	Gaston DARBOUX, professeur..	Géométrie supérieure.
Professeur honoraire	Ch. HERMITE.	
Professeurs	DE LACAZE-DUTHIERS.	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée
	TROOST	Chimie.
	LIPPMANN	Physique.
	HAUTEFEUILLE	Minéralogie.
	BOUTY	Physique.
	APPELL	Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX	Chimie biologique.
	BOUSSINESQ	Physique mathématique et Calcul des probabilités.
	PICARD	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ	Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
	Yves DELAGE	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	Gaston BONNIER	Botanique.
	DASTRE	Physiologie.
	DITTE	Chimie.
	MUNIER-CHALMAS	Géologie.
	GIARD	Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	WOLF	Astronomie physique.
	KŒNIGS	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN	Géographie physique.
	GOURSAT	Calcul différentiel et Calcul intégral.
	CHATIN	Histologie.
	PELLAT	Physique.
	HALLER	Chimie organique.
Professeurs adjoints	PUISEUX	Mécanique et Astronomie.
	RIBAN	Chimie analytique.
	RAFFY	Analyse et Mécanique.
	LEDUC	Physique.
	MATRUCHOT	Botanique.
	HAUG	Géologie.
	HADAMARD	Calcul différentiel et calcul intégral.
Secrétaire	FOUSSEREAU.	

A Monsieur

Alfred Giard,

Professeur à la Faculté des Sciences de Paris,

Directeur de la Station Zoologique de Wimereux

Hommage respectueux et témoignage de reconnaissance.

A Monsieur

Félix Henneguy,

Professeur au Collège de France

En souvenir de ses bienveillants et précieux conseils.

OBSERVATIONS

SUR

LES MÉTAMORPHOSES INTERNES DE LA GUÊPE ET DE L'ABEILLE

PAR

M. J. ANGLAS

Préparateur des Travaux pratiques de Zoologie à la Faculté des Sciences de Paris (P.C.N.).

Planches XIX à XXIII.

INTRODUCTION.

La question des métamorphoses des Insectes a depuis longtemps préoccupé les curieux de la nature, les zoologistes et les physiologistes ; aussi relève-t'on une liste fort longue des observateurs qui ont successivement essayé de décrire ces étranges phénomènes, et d'en donner une explication rationnelle.

Les métamorphoses externes furent d'abord étudiées, et, bien qu'elles ne rentrent pas dans le cadre de notre travail, nous rappellerons, pour mieux enchaîner les faits, les noms des principaux zoologistes qui s'en sont occupés.

Pour MALPIGHI et pour SWAMMERDAM [35]*, larve et insecte étaient deux êtres distincts : l'insecte contenait la larve et lui donnait l'hospitalité ; le papillon aurait préexisté dans la chrysalide, dans la chenille, et même dans l'œuf et l'ovaire. SWAMMERDAM étendit même à tous les animaux cette théorie de l'emboîtement des germes.

A la suite de SWAMMERDAM, BONNET, de Genève, est persuadé

* Les chiffres entre crochets renvoient à l'Index bibliographique, page 107.

qu'on peut découvrir dans la chenille toutes les parties du papillon en l'examinant sous un grossissement suffisant ; Réaumur, après lui, croit encore que la chenille enferme et abrite le germe du papillon.

Hérold [15] fut le premier qui combattit la doctrine de l'emboîtement appliquée à la métamorphose ; il montra que les organes larvaires disparaissent, et que les ailes ne se forment sur la chenille que très tardivement.

Et malgré cela, comme le fait remarquer Gonin, un professeur à Liège, Lacordaire, enseigne encore en 1834, les idées de Swammerdam.

Dans la seconde moitié du siècle qui va finir, les observations relatives aux métamorphoses externes se précisent avec Weissmann [63-64], Kunkel d'Herculais [75], Dewitz [78], Pancritius [84], van Rees [85], Gonin [94], Janet [95, 98] et beaucoup d'autres.

La connaissance des métamorphoses internes ne commença qu'avec Weissmann. Avant lui, on savait seulement que le corps de la nymphe contient une sorte de bouillie où ne se retrouvent plus les organes de la larve, et qui ne laisse pas encore reconnaitre ceux de l'adulte, ou imago.

Weissmann [64] étudia cette désagrégation passagère des tissus et la nomma histolyse ; il distingua, suivant les divers ordres d'Insectes, les métamorphoses avec histolyse et rénovation complète, et les métamorphoses sans histolyse, ou incomplètes : ces dernières consistent dans le simple accroissement des organes larvaires.

De plus, Weissmann et Gonin, frappés par la forme discoïdale nourgeons des bourgeons des pattes et des ailes chez les Diptères, les nommèrent disques imaginaux ; ils donnèrent aussi ce nom aux replis qui servent, chez les Muscides, à reconstituer les téguments.

Dans la suite, on étendit la notion de disque imaginal aux divers tissus où l'on retrouvait de l'histogenèse, ou même de l'histolyse ; d'autre part, on chercha à découvrir chez tous les Insectes des disques imaginaux homologues de ceux des Muscides. Il semble souvent, d'après la lecture des auteurs que les disques imaginaux sont des sortes d'organes nécessaires, dont la spécialité est de former les tissus et les appareils définitifs. Aussi la notion des disques imaginaux (*imaginalsscheiben*) perdit elle de sa précision, en se prêtant aux confusions possibles.

Enfin, en même temps qu'aux disques, les auteurs accordaient, dans l'histolyse et l'histogénèse, un rôle important mais variable, à des formations diversement décrites ou interprétées, non retrouvées par certains observateurs : je veux parler des *Körnchenkugeln*, boules granuleuses, ou boules à noyaux.

En quoi consistait l'histogénèse dégagée de toute formule, de toute idée théorique préconçue, c'est ce que je voulus chercher à comprendre par l'observation.

Mais tout d'abord, qu'était l'histolyse ? Les uns la considéraient comme une désagrégation des cellules larvaires en cellules plus petites, mises en liberté dans la cavité générale (VIALLANES), ou comme une simple dégénérescence chimique (KOROTNEFF) ; beaucoup y voient une intervention fréquente, sinon nécessaire d'éléments migrateurs du sang qui attaquent et dévorent les anciens tissus destinés à disparaître (KOWALEWSKY, VAN REES) ; enfin certains auteurs décrivent une auto-digestion d'une partie de l'organe par d'autres éléments du même organe (DE BRUYNES).

Bien que la théorie de la phagocytose (METSCHNIKOFF) ou des cellules migratrices englobant et digérant des fragments d'organes fût appuyée sur des faits considérables, je voulus me rendre compte par l'observation de la manière dont les choses se passaient.

Mais pourquoi reprendre des types déjà étudiés ? Rien n'était fait, au moment où j'entrepris ce travail (1895) sur les métamorphoses internes des Hyménoptères, dont l'anatomie était au contraire remarquablement étudiée (BORDAS, JANET). — Ce qu'il y aurait de général dans les phénomènes, ne le trouverais-je pas chez ces Insectes ? Les Hyménoptères me semblaient, à priori, particulièrement favorables à cette étude ; ils ont des métamorphoses très complètes, une larve modifiée par son genre de vie, pas autant toutefois que les Muscides qu'on avait pris, presque uniquement, pour objet d'étude. L'observation pratiquée sur des types communs tels que la Guêpe et l'Abeille, peut avoir un intérêt particulier, et, de plus, la comparaison entre deux groupes voisins mais bien différents doit être instructive ; la larve de l'Abeille est plus dégradée, beaucoup moins mobile que celle de la Guêpe, et cela peut faire apparaître quelque cause profonde de la métamorphose. — Les résultats sont venus confirmer mes prévisions.

Enfin, au cours de ces recherches, la question de la non-phagocytose des anciens tissus a été remise à l'ordre du jour par des

observations ou même de volumineux mémoires (Terre, Karawaiew), relatifs aux Hyménoptères. Les résultats que j'ai obtenus ont pris plus d'actualité : cela m'engage à les publier dès à présent, tout en désirant étendre ultérieurement mes recherches à de nouveaux types d'Hyménoptères ou d'Insectes.

C'est dans l'enseignement si élevé et si suggestif de M. le Professeur Giard, que nous avons puisé l'idée première de ce travail, et pris le goût de ces recherches où l'on peut essayer de relier les faits observés par des idées générales. Notre excellent Maître a bien voulu, au cours de notre travail, nous prodiguer constamment et ses encouragements et les précieux conseils de sa vaste érudition : nous lui exprimons ici notre profonde gratitude.

Pour la technique histologique, nous avons trouvé en M. Henneguy, Professeur au Collège de France, le guide le plus compétent et le plus accueillant. Sa grande expérience nous a évité bien des tâtonnements dans la préparation et dans l'examen des coupes ; nous sommes heureux de lui présenter nos remerciements vifs et sincères.

Nous sommes particulièrement reconnaissant à M. F. Mesnil, Chef de Laboratoire à l'Institut Pasteur, de l'obligeance avec laquelle il nous a si souvent aidé et conseillé au cours de nos recherches.

M. G. Bonnier, Professeur à la Sorbonne, nous ayant autorisé à prendre des matériaux d'étude dans le rûcher du laboratoire de biologie de Fontainebleau, nous avons facilement étendu nos recherches à un autre type que la Guêpe ; notre travail a pu acquérir pa-là quelque intérêt de plus ; aussi nous souvenons nous avec gratitude du Professeur à qui nous le devons.

Plan de ce travail.

Nous examinerons d'abord très sommairement l'aspect extérieur et l''organisation interne de la larve et de la nymphe chez la Guêpe, qui nous servira tout particulièrement de type au cours de cette étude ; l'Abeille nous présentera surtout des faits de comparaison.

L'étude histologique de chaque tissu en particulier et de son évolution post-embryonnaire formera autant de chapitres, où nous nous placerons uniquement au point de vue des faits observés et de leur interprétation comme faits.

Le chapitre correspondant à chaque tissu sera lui-même divisé en trois parties :

1° L'historique de la question.

2° Les observations personnelles.

3° La comparaison critique des résultats obtenus par les auteurs.

Cet ensemble de chapitres d'observations constituera une première partie, et sera suivi d'un court résumé des faits que nous aurons mis en évidence sur les Hyménoptères.

Dans une deuxième partie, nous chercherons à dégager des faits la signification du phénomène des métamorphoses ; pour justifier nos idées, nous en ferons l'application à chaque tissu, ce qui nous permettra de tirer quelques conclusions générales.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE I.

Description sommaire de la larve et de la nymphe chez la Guêpe.

§ 1. — Examen extérieur.

Au sortir de l'œuf, la larve de Guêpe mesure environ deux ou trois millimètres de longueur et un de diamètre. Placée au fond d'une des logettes hexagonales d'un nid papyracé, elle se nourrit de fragments d'Insectes, de Diptères en particulier, qui lui sont apportés par les adultes ; elle grossit rapidement sans modifications extérieures jusqu'à ce qu'elle soit prête à s'enfermer sous son opercule : sa vie larvaire dure de deux à trois semaines.

La tête, formée par le segment antérieur, possède une armature buccale broyeuse, avec un labre court et carré, des mandibules puissantes et continuellement en mouvement ; les deux maxilles sont réduites à des sortes de bourgeons sur lesquels se voient de petits tubercules, rudiments des palpes maxillaires ; enfin, il existe un labium globuleux avec deux petits points en relief qui représentent les palpes labiaux. A la base du labium débouche le canal excréteur des glandes de la soie (Pl. XIX fig 1, *ts*). La tête porte latéralement, un peu au-dessus du labre, deux tubercules rudimentaires à la place des futures antennes (fig. 1).

Après la tête, les trois premiers segments sont ceux du thorax ; ils ne se distinguent en rien des suivants, sinon qu'avec quelque attention l'on discerne déjà sous la cuticule ventrale les bourgeons

des pattes; les larves de Frelons les montrent plus facilement encore.

Le 4e anneau formera le *segment médiaire*, lequel se soude au thorax.

L'anus transversal, s'ouvre ventralement au dernier segment.

Latéralement, on voit dix paires de stigmates; chacun des anneaux thoraciques en possède une; celle du prothorax disparaîtra seule pendant la métamorphose.

D'après les observations si intéressantes de Janet [95] (*Histoire d'un nid de Frelons*), les larves subissent une première mue peu après l'éclosion, et une seconde lorsqu'elles ont atteint la moitié environ de leur longueur. La tête sort la première et le corps se dégage peu à peu d'avant en arrière. La partie ventrale des larves

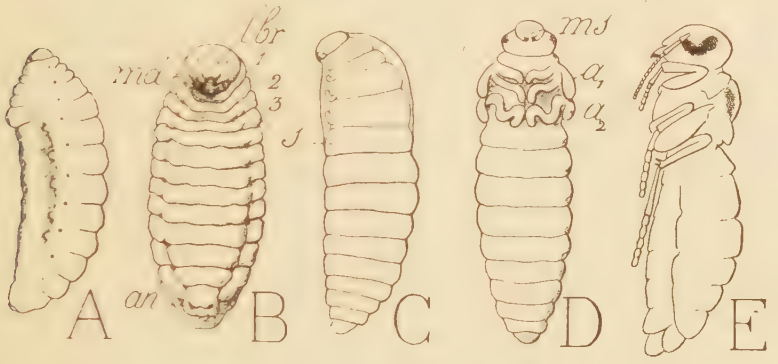


Fig. 1 : *A*. — Jeune larve de Guêpe. *B*, larve plus âgée : *md*, mandibules; *lbr*; labre *1*, *2*, *3*, les trois segments du thorax; (on voit, par transparence, les bourgeons des trois paires de pattes, situés sous la cuticule) : *s*, segments médiaire; *an*, anus. — *C*. Pronymphe. — *D*. nymphe jeune ayant encore sur la tête le masque *ms*, formé par le labre et les mandibules larvaires; a_1 et a_2, les deux paires d'ailes; *E*; nymphe âgée, peu avant l'éclosion.

est tournée vers le centre du nid, probablement parce que la nourriture leur est apportée de ce côté. Ce qui empêche les larves de tomber de leurs alvéoles, c'est que, d'une part, elles sont rattachées au fond, et qu'ensuite, après avoir grossi, elles sont à l'étroit dans leur prison qui les comprime légèrement. Lorsqu'on les en extrait, elles se ramassent sur elles-mêmes, et leur diamètre dépasse notablement celui de l'alvéole.

Les larves atteignent, chez les Guêpes, 10 ou 12 m/m de longueur

environ, et 3 à 5 m/m de grosseur. Elles ne cessent de s'agiter dans leurs alvéoles, surtout lorsqu'elles sont sur le point de tisser leur cocon ; les larves de Frelons sont encore plus actives.

Les larves d'Abeilles, beaucoup plus petites sont recourbées ventralement en forme d'U ; elles sont blanches et molles ; on les retire difficilement des alvéoles sans les déchirer, car leurs téguments sont beaucoup moins résistants que ceux des Vespidés ; les rudiments des pattes n'y sont pas perceptibles à l'œil ; l'immobilité des larves est presque complète. Rappelons enfin que leur sécrétion séricigène serait incapable à elle seule de les abriter suffisamment, et qu'un opercule de cire est apposé sur leur alvéole au moment de la nymphose.

Revenons aux Guêpes : un peu avant le tissage du cocon, des masses visqueuses, formées de produits d'excrétion, sont rejetées par l'anus de la larve ; puis celle-ci bave son fil, et le tend en tous sens de façon à former un opercule, puis un revêtement sur les parois de sa loge (Réaumur,Janet). D'autre part le contenu de l'intestin, formé de résidus noirâtres où l'on retrouve des débris chitineux d'Insectes, est rejeté par l'anus avec la chitine qui l'entoure : cela constitue le *sac noir* qui reste plié au fond de l'alvéole. Toutes ces descriptions s'appliquent aussi bien aux Guêpes qu'aux Frelons.

Le fait que l'animal a vidé ses glandes salivaires ainsi que son volumineux intestin, entraîne une forte diminution de volume ; la couleur change aussi et devient plus blanche. On a affaire à une jeune pronymphe (fig. 1 du texte ; C), dont la forme est encore sensiblement celle de la larve ; mais bientôt, sous une mue, apparaît le segment céphalique retiré en arrière de l'armature buccale larvaire ; lorsque cette mue sera déchirée et rejetée, l'Insecte sera devenu une nymphe, dont les segments thoraciques montrent des pattes plus développées et des ailes bien visibles (D).

Remarquons, ainsi que l'a fait Seurat [99], à propos des Hyménoptères Entomophages (*Doryctes*), que : 1° la tête de la nymphe et de l'adulte est bien formée par la tête de la larve, mais qu'elle s'enfonce sous le prothorax sans que celui-ci prenne part à sa formation ; 2° la tête subit une rotation autour d'un axe transversal, amenant la bouche terminale chez la larve, à devenir ventrale chez l'adulte ; 3° le mésothorax se développe particulièrement, refoulant en avant le prothorax, en arrière le métathorax

et le segment médiaire ; 4° les appendices sont des bourgeons du tégument préalablement invaginé ; ils sont contenus dans une *cavité péripodale* (fig. 2. texte) fermée par la cuticule larvaire; ils constituent plutôt des *replis* que des *disques* imaginaux (Gonin) [94].

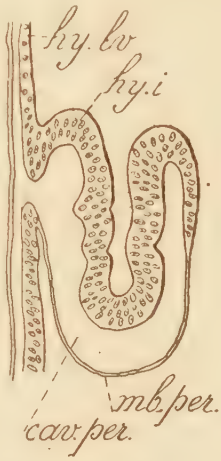


Fig. 2. — Schéma de la formation d'un appendice; *cav. pér.*, cavité péripodale, ou invagination dans laquelle se forme le bourgeon du membre ; *mb. pér.*, membrane péripodale ; *hy. lv.*, hypoderme larvaire; *hy. i*, hypoderme imaginal.

Après rupture de la cuticule, la cavité se déploie par le fait même de l'allongement du thorax, et du métathorax en particulier; il se produit une sorte de rotation qui amène la patte à l'extérieur; la *membrane péripodale*, tirée en arrière, sert à constituer ultérieurement la membrane articulaire.

La période de nymphose, comme le fait justement observer Seurat, n'est donc pas un stade de repos, puisque le développement s'y continue avec activité ; de plus, les appendices de l'adulte ont leur origine dans la période larvaire, et même embryonnaire. Quand on démasque les phénomènes que cache le cocon, les métamorphoses apparaissent, non comme des phénomènes brusques ou intermittents, mais comme une évolution continue. Il est même probable que les anciens observateurs, qui n'avaient aucune notion des faits de rénovation interne, n'auraient pas donné le nom de métamorphoses à ces transformations extérieures, s'ils avaient examiné avec soin ce qui se passait dans la puppe ou dans le cocon.

Lorsque la cuticule larvaire est rejetée, la forme de la nymphe jeune apparaît, avec des ailes encore peu développées, la taille non encore dessinée. L'armature buccale larvaire, sorte de masque, tombe parfois un peu plus tard. Les yeux sont déjà volumineux et ont commencé à se pigmenter.

On peut décrire ensuite une série de stades que nous avons numérotés de 7 à 10 dans le tableau synoptique placé à la fin de ce travail: la nymphe jeune, chez laquelle le premier segment de l'abdomen, ou segment médiaire, s'accole au métathorax, tandis que la taille se pédiculise ; la nymphe d'âge moyen, dont les yeux

se pigmentent en noir, le reste du corps demeurant blanc : les appendices se sont bien allongés, et la taille est nettement marquée ; enfin, la nymphe âgée (fig. 1 du texte, E), très semblable à l'adulte, mais avec pigmentation encore partielle du thorax et de l'abdomen.

La durée totale de la nymphose atteint à peine deux semaines (Réaumur, Janet).

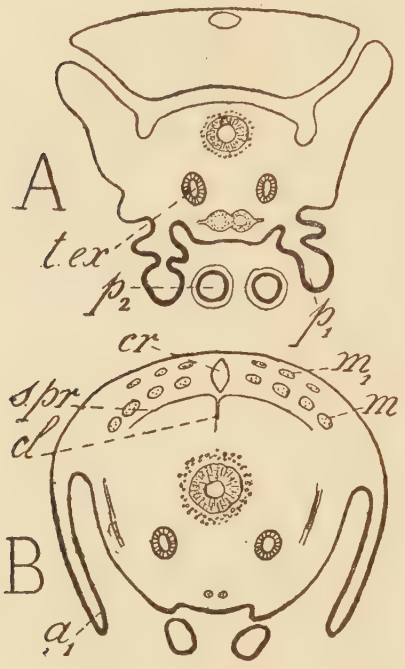


Fig. 3. — Coupes schématiques transversales d'une nymphe jeune, au niveau du thorax. La coupe A est plus antérieure que la coupe B ; p_1, p_2, pattes ; a_1 aile ; *t. ex*, canal excréteur des glandes de la soie ; *cr*, cœur ; *s. pr*, septum péricardique ; *cl.* cloison médiane ; *m*, m_1, les 2 couches des muscles. — (Leur disposition correspond à un stade un peu plus jeune que celui représenté par l'ensemble du schéma).

§ 2. — Organisation interne.

Dissection.—En incisant longitudinalement une larve de Guêpe, on découvre suivant son axe, une sorte de cylindre couleur lie de vin ou noirâtre ; on peut l'extraire facilement, car son extrémité postérieure arrondie n'a aucune adhérence, et sa partie antérieure se détache facilement. C'est l'intestin moyen, fermé en arrière du côté du rectum et relié en avant à l'œsophage (Pl. XIX, fig. 1). On retire avec lui la mince membrane qui l'entoure : elle a l'aspect d'un fin réseau et se compose d'une double couche musculaire (longitudinale externe, et circulaire interne). Le contenu de l'intestin n'est autre que le *sac noir* mentionné plus haut.

Le reste du corps, autour du tube digestif, forme une sorte de manchon, d'un jaune brun, constitué dans sa masse par le *corps adipeux* qui se désagrège facilement en fragments irréguliers.

A l'intérieur du corps adipeux serpentent de fins canalicules contournés et enchevêtrés : ce sont les glandes de la soie, dont la dissection est fort difficile, mais dont on peut reconstituer le schéma par la méthode des coupes transversales sériées (fig. 4 du texte). On y distingue des tubes sécréteurs qui se renflent, lors de la sécrétion, en deux réservoirs à mince paroi ; ceux-ci se déversent dans deux canaux sécréteurs à structure chitineuse et rigide qui confluent en un seul pour s'ouvrir sur le labium, entre les rudiments des palpes.

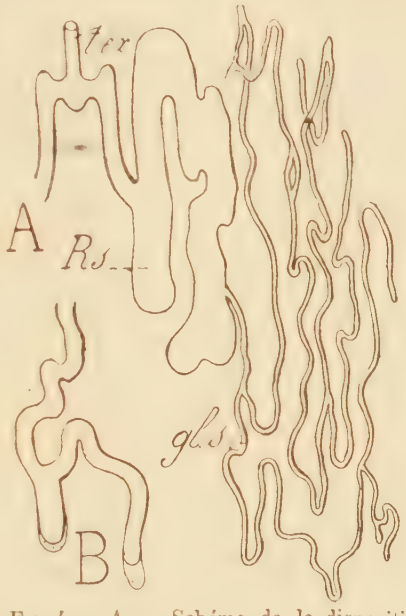


Fig. 4. — A. — Schéma de la disposition des glandes de la soie chez une larve de Guêpe ; (un seul côté a été figuré) ; *t. cx*, canal excréteur médian, se bifurquant pour aboutir aux réservoirs des glandes *R. s* : *gl.* tubes glandulaires.

B. — Un cul-de-sac glandulaire isolé et plus grossi.

Sur la face dorsale du tube digestif se distinguent quatre tubes d'aspect spécial, les tubes de Malpighi larvaires. Ils débouchent dans la première partie de l'intestin postérieur (Pl. XIX, fig. 1). Enfin, sur la ligne médiane dorsale, on voit de bonne heure deux masses ovoïdes, rudiments des glandes génitales.

L'appareil respiratoire, bien étudié par Bordas [94], se compose essentiellement de deux troncs latéraux, grêles chez la larve, émettant à chaque segment des troncs dorsaux et des troncs ventraux. La figure 5 représente cette disposition chez une jeune larve d'Abeille, examinée par transparence dans une goutte d'eau glycérinée; les trachées remplies d'air sont nettement visibles en noir.

On peut découvrir des muscles, longitudinaux dorsaux pour l'extension, longitudinaux ventraux pour la flexion du corps ; enfin des muscles obliques, dans des plans perpendiculaires à l'axe du corps, servant à la respiration.

La chaîne nerveuse, en outre des ganglions cérébroïdes et sous-œsophagiens, possède onze paires bien distinctes de ganglions ventraux.

Les masses du corps adipeux sont baignées par le sang, liquide incolore où sont les éléments figurés que nous décrirons plus loin.

Pendant la nymphose, la dissection ne peut rien retrouver du tube digestif, ni des glandes de la soie, ni des tubes de Malpighi, ni des muscles.

Cependant, vers la fin de la nymphose, on pourra découvrir le tube digestif et les muscles du thorax ; à mesure que l'animal est plus voisin du moment de l'éclosion, la dissection est plus facile : on constate que le tube digestif s'allonge et forme des replis nombreux ; on retrouve plus facilement les trachées et les tubes de Malpighi très ténus ; la bouillie interposée entre ces organes diminue peu à peu.

Technique histologique. — Cette vue rapide sur la dissection nous suffit pour aborder l'étude spéciale des tissus. Disons auparavant comment nous avons procédé.

Les larves et les nymphes ont été fixées principalement avec le sublimé acétique, ou liquide de Zenker, sans toutefois y mettre de sulfate de sodium ; quelquefois nous supprimions aussi l'acide acétique. La fixation a été faite à des températures diverses, depuis 20° jusqu'à 60° et 75° ; le temps variait, bien entendu, suivant que le liquide était plus froid ou plus chaud, de une demi-heure à cinq minutes. Ce sont les fixations à température assez élevée (60°) qui nous ont paru préférables, la plupart du temps. Pour que le fixateur pénétrât bien, nous faisions, avec une fine aiguille, une piqûre au moment où nous laissions tomber la larve dans le liquide de Zenker. Il ne sortait que très peu de sang, immédiatement coagulé par le liquide mercurique chaud.

Un lavage à l'alcool iodé est utile pour enlever l'excès de fixation, puis nous passons la pièce dans la série des alcools et nous la conservons dans l'alcool à 70°, jusqu'à ce que nous en fassions l'étude. Nous employons la technique classique de l'inclusion à la paraffine, suivie du collage à l'albumine des coupes en séries ; coloration à l'hématoxyline de Grenacher, ou mieux, à l'hématéïne ; décoloration partielle à l'alcool chlorhydrique pour différencier les noyaux ; éosine ; montage au baume du Canada. Cette façon de

procéder est la meilleure, nous semble-t-il, pour étudier les phénomènes de phagocytose et d'histolyse en général.

Nous avons également usé de la coloration au picro-carmin, qui donne de bons résultats pour l'intestin moyen. Les fixations osmiques, avec coloration à la saphranine anilinée, sont excellentes pour délimiter les contours cellulaires ; nous les avons d'ailleurs assez peu employées.

CHAPITRE II

Etude de l'hypoderme.

§ 1. — Historique.

L'hypoderme est formé, chez les larves d'Insectes en général, d'une seule assise épithéliale à cellules cubiques, dont les noyaux sont bien visibles. Elles secrètent, par leur surface externe, un revêtement chitineux se détachant à chaque mue.

C'est l'hypoderme qui forme les disques imaginaux, et, avant de parler de l'histologie de l'hypoderme lui-même, nous dirons quelques mots de ces formations et du rôle qu'on leur a attribué.

Elles furent entrevues par Lachal, Audouin, L. Dufour, mais ce fut Weissmann, le premier [63, 64, 66], qui les décrivit bien, chez les Muscides, comme des bourgeons invaginés de l'hypoderme. C'est des disques imaginaux que tirent leur origine les membres, et aussi le tégument définitif, ou imaginal ; ils ont l'apparence de petits corps blancs, apparaissant au nombre de 7 paires, pour former la tête et le thorax. Weissmann y distingue une partie centrale et une partie périphérique d'où dérive la portion avoisinante du tégument.

Pour Ganin [70], qui décrit le tissu de ces disques, le bourgeon invaginé est enfermé dans une cavité, dont le feuillet externe est transitoire et dont le feuillet interne donnerait l'ectoderme et le mésoderme du bourgeon.

Künkel d'Herculais [75] découvre sur les Volucelles de nouveaux disques, pour le labium, le labre et l'anneau génital, soit 14 paires en tout : il les nomme *histoblastes*.

Uljanin [72] était arrivé à des résultats analogues sur les Abeilles.

Dewitz [78], d'après les Fourmis, fait des descriptions concordantes avec celles de Viallanes.

Viallanes [82] décrit chez les Muscides 4 disques imaginaux par

segment : ceux du thorax se forment avant ceux de l'abdomen. Cet auteur fait provenir le mésoderme du bourgeon, non du disque lui-même, comme dit Ganin, mais d'éléments mésodermiques quelconques.

Kowalewsky [85] et Van Rees [89] confirment cette origine des tissus profonds des bourgeons. Van Rees mentionne deux disques de plus que Viallanes : ils sont plus petits et situés en arrière des grands disques.

Beugnion [92], chez *Encyrtus fuscicollis*, en compte 3 paires pour les pattes, deux pour les ailes, une pour les yeux et la tête, une paire de bourgeons antennaires, et 3 pour l'armure génitale, soit en tout 10 paires bien caractérisées ; il y a de plus des bourgeons spéciaux pour les pièces buccales. Il ajoute que l'hypoderme définitif ne provient pas seulement des disques imaginaux, mais en bonne partie d'une *prolifération diffuse* de l'hypoderme larvaire.

Gonin [94] préfère le terme de *repli* à celui de *disque* imaginal.

Venons aux changements observés par les auteurs dans l'hypoderme au cours de la métamorphose.

Weissmann remarque qu'à ce moment, il s'amasse dans les cellules un liquide aqueux qui s'échappe et se disperse lorsque se rompt la membrane : il y a dégénérescence cellulaire.

Ganin dit que l'hypoderme des disques se transforme en tissu imaginal et que les grandes cellules larvaires deviennent les petites cellules imaginales.

Viallannes pense qu'à la suite d'une sorte de dessèchement, l'hypoderme larvaire se desquame *avant* que le remplacement n'ait eu lieu : pendant le temps qui sépare ces deux phénomènes, la cavité du corps ne serait limitée que par la membrane basale de l'hypoderme, un peu épaissie. L'hypoderme est en totalité remplacé par des éléments imaginaux : ceux-ci proviendraient d'après lui, de cellules embryonnaires tirant leur origine des cellules larvaires elles-mêmes, qui, en quatre points symétriquement placés sur chaque anneau, n'auraient pas été détruites. Cette production se ferait par un processus analogue à celui qu'il décrit et que nous rappellerons à propos des trachées.

Van Rees arrive à des conclusions semblables. Les disques imaginaux sont des épaississements locaux de l'hypoderme, formés d'un grand grand nombre de cellules plus petites que les cellules larvaires. Par prolifération, ils s'avancent peu à peu *sur* le tissu

larvaire nécrosé, mais VAN REES ne voit jamais de solution de continuité entre les deux hypodermes, larvaire et imaginal.

BEUGNION [92] après PACKARD [86], propose d'appeler *arthroderme* l'hypoderme des Arthropodes. Ce tissu s'épaissit par place, formant ainsi les disques imaginaux du corps ; parfois au contraire, il devient très mince et difficile à voir.

DE BRUYNES [98] confirme les résultats de VAN REES sur *Musca vomitoria* ; il constate dans l'hypoderme larvaire des signes de dégénérescence (condensation du noyau, fragmentation du cytoplasme, apparition de granules graisseux et de vacuoles ; enfin, intervention de phagocytes),

Le même auteur, sur *Bombyx mori*, ne signale qu'une dégénérescence hypodermique, qu'il appelle histolyse pure et simple, avec fragmentation du noyau, accompagnée de dégénérescence granulo-graisseuse.

PACKARD [98] dans son traité d'Entomologie, insiste sur l'action des leucocytes dans la destruction de l'hypoderme larvaire ; ils attaqueraient les cellules en bon état, non encore dégénérées et formeraient, en englobant leurs débris, des *granuleballs* très comparables aux Körnchenkugeln décrits par WEISSMANN et par VAN REES à propos des muscles en histolyse. Ils seraient ensuite mis en liberté dans le sang. — Le nouvel hypoderme s'étend rapidement sur l'ancien, entièrement détruit par les phagocytes.

KARAWAIEW au contraire [98], qui étudie la Fourmi *Lasius niger*, ne voit dans l'hypoderme aucune intervention phagocytaire. Il décrit toutefois un processus qui semblerait du même ordre ; il s'insinue sous l'hypoderme des cellules mésodermiques qui se pressent contre lui et forment de petits amas, de sorte que les cellules hypodermiques sont comme écartées latéralement, et que, dans leur voisinage, elles restent plus petites que leurs congénères. Il ignore toutefois la signification de ces amas de cellules qu'il nomme *cellules subhypodermiques*.

Nous aurons terminé l'historique ayant trait à l'hypoderme en disant quelques mots des cellules glandulaires (*Drüsenzellen*) décrites par KOWALEWSKI [85], comme disposées régulièrement à la partie dorsale de chaque segment. Elles ont été étudiées par WIELOWIEJSKI [86], qui les nomme *œnocytes*, et en distingue des grands et des petits. Revus par TICHOMIROV [82] chez *Bombyx mori*, cet auteur les prit d'abord pour des cellules adipeuses, mais

il reconnut qu'ils naissent de l'hypoderme dans les régions où se développent les trachées. C'est ce que confirment Bisson et Verson [91] qui appellent ces cellules "hypostimatiques", et les considèrent comme des cellules glandulaires. Graber [91] arrive aux mêmes conclusions et leur reconnaît une origine hypodermique par invagination, ou plutôt par immigration se produisant dans le voisinage des stigmates.

§ 2. — Observations personnelles.

Les cellules hypodermiques des larves de Guêpe sont sensiblement cubiques, en une seule assise ; leur noyau est assez exactement sphérique, et l'on distingue un certain nombre de grains chromatiques. Le plateau tourné vers l'extérieur prend plus fortement les colorants que le reste de la cellule ; c'est la zone qui élabore la chitine. La cutulicule ainsi formée se colore très différemment de la partie sous-jacente ; aussi ferons nous remarquer en passant, que la chitine nous paraît être plutôt une sécrétion élaborée qu'une différenciation de la périphérie de la cellule ; la zone de séparation est des plus nettes, et de plus la chitine élaborée par chaque cellule se confond, aussitôt formée, avec celle des cellules voisines. Dans l'hypothèse contraire d'une différenciation, elle devrait garder plus ou moins longtemps une sorte d'individualité.

Chez des larves plus âgées, on constate parfois que l'hypoderme semble laminé ; les cellules sont pavimenteuses, notamment sur les parois latérales du corps. En certains points, comme sur la région dorsale, la chromatine se répartit en deux petites masses et il se fait une division dont l'axe est tangentiel par rapport à la surface ; cela permet à l'hypoderme de suivre, sans se déchirer l'accroissement du corps. Sur les mêmes préparations on peut observer à la fois des cellules en voie de division et d'autres au repos.

Dans la dernière mue du stade larvaire, on trouve, entraînées avec elle, et de distance en distance, de petites masses chromatiques où l'on reconnaît des noyaux de cellules hypodermiques en chromatolyse. Il se fait donc une élimination cellulaire, mais très partielle, car elle ne porte que sur un très petit nombre d'éléments ; ceux qui subsistent dans l'hypoderme ont gardé leur aspect normal.

De très bonne heure certains points du tégument ont subi un

épaississement pour donner les germes des ailes et des pattes ; ils sont enfermés dans une invagination ou *cavité péripodale*, d'ou ils ne sortiront que pendant la nymphose ; ils constituent réellement des *replis imaginaux* dont l'épaississement s'étend à l'hypoderme situé en avant, dans la région voisine.

D'autres points de l'hypoderme s'épaississent de même, mais sans former de repli, et sans s'abriter dans une cavité qui serait l'homologue de la cavité péripodale ; ces épaississement correspondent au labre, au labium, aux futurs lobes oculaires et aux divers points où l'on a signalé des disques imaginaux, ou mieux des *histoblastes* (Künkel d'Herculais) [75]. Cela prête en effet aux confusions d'appliquer le même nom à des formations, semblables il est vrai par le processus histologique, mais non analogues par la disposition générale.

Les bourgeons des appendices de l'appareil génital (stylet, gorgeret et valves) se montrent de bonne heure sur les derniers segments abdominaux, abrités au début dans une petite cavité.

Enfin, et seulement au début de la nymphose, l'hypoderme forme à chaque anneau de l'abdomen des replis simples, non renfermés dans une cavité, et qui se prêteront à l'allongement du corps (Pl XIX, fig. 3 ; Pl XXIII, fig. 75). Chacun de ces replis produit un épaississement qui s'étend progressivement d'arrière en avant jusqu'à rejoindre celui qui le précède ; en même temps il gagne sur les côtés pour former une ceinture complète.

Le nombre de ces points de départ de l'épaississement n'offre qu'un intérêt secondaire, car il en est de diverse importance : c'est ce que met en évidence la discordance des diverses observations que nous avons citées. De plus, le phénomène d'épaississement est pour ainsi dire continu dans la forme et dans le temps ; c'est aussi que la périphérie des stigmates est également un lieu de prolifération imaginale qui s'étendra pour rejoindre les autres (Pl XXIII, fig. 66 et 67).

En quoi consiste cet épaississement ? Au début, il n'est constitué que par un allongement des cellules qui deviennent cylindriques ; il y a ensuite prolifération des noyaux comme il est indiqué plus haut pour l'accroissement en surface, mais cela se produit ici dans un sens perpendiculaire. Dans les régions qui bourgeonnent, on voit les noyaux disposés assez régulièrement par files de trois ou quatre, en sorte de chapelets serrés les uns contre les autres, tous normaux

à la surface ; les masses de chromatine y sont le plus souvent en deux amas que vient séparer bientôt une fine membrane intermédiaire : c'est bien une division par caryocinèse (Pl XXIII, fig. 65).

Le phénomène est d'autant plus actif que le bourgeon se développera davantage par la suite ou formera un véritable organe tel qu'une patte ou une aile. Le résultat, pour le moment, est de transformer l'hypoderme simple en un hypoderme stratifié, à contours cellulaires peu distincts.

L'activité de prolifération est ralentie pendant la vie larvaire, aussi les bourgeons des membres restent-ils à l'état de rudiments ; elle reprend dès le début de la nymphose, et s'étend à tous les segments du thorax, puis à ceux de l'abdomen.

Comment le nouvel hypoderme, en s'étendant, prend-il la place de l'ancien ? Tandis que s'avancent les zônes de prolifération que nous avons mentionnées plus haut, on constate que les portions non encore atteintes de l'hypoderme larvaire présentent des signes de dégénérescence dans le cytoplasme : celui-ci devient très vacuolaire surtout à la partie inférieure des cellules, et il se produit comme un décollement de la membrane basilaire (Pl. XXII, fig. 60).

Dans la région dorsale on trouve de très nombreux leucocytes à cause du voisinage du cœur. On peut penser qu'ils jouent un rôle dans la dégénérescence des cellules, ou bien que celles-ci régressent d'elles-mêmes ; c'est ce que nous examinerons dans les considérations de la deuxième partie. Toujours est-il que nous n'avons jamais vu de leucocytes pénétrer dans l'hypoderme larvaire ou en englober des fragments.

Le tissu de remplacement s'avance en incorporant ce qui reste du tissu larvaire ; le protoplasme des anciennes cellules est donc absorbé, digéré et assimilé.

Quant aux noyaux larvaires, qui n'ont à aucun moment présenté de signes de dégénérescence, il nous paraît probable qu'ils prennent part dès lors à la prolifération ; car, ils ne peuvent subsister tels quels, sinon leur taille plus grande les ferait distinguer : on en peut conclure qu'ils disparaissent ou qu'ils se divisent. Cette dernière alternative nous paraît plus vraisemblable bien que nous ne l'ayons point vérifiée directement.

A mesure que s'étend l'épaississement, la surface du corps augmente, et ce tissu embryonnaire, plastique en quelque sorte, se prête aux modifications de forme, aux expansions et aux replis ;

aussi, perd il en hauteur ce qu'il gagne en surface. C'est également lui qui s'invaginant en profondeur formera, par un double repli, les *apodèmes* servant d'insertions aux muscles thoraciques (Pl. XIX, fig. 4. — Pl. XXII, fig. 55). Des deux feuillets, l'un garde la structure épithéliale, l'autre devient membraneux.

La chitinisation rend ensuite rigides toutes les cellules hypodermiques ; le corps cellulaire est soutenu comme par un squelette chitineux : protoplasme et noyau sont localisés vers la périphérie, la base étant devenue vacuolaire. Cette disposition est particulièrement nette chez les Frelons. — Nous rappelons pour mémoire, et comme exemple de différenciation ultérieure, la formation des yeux composés et les ocelles qui sont, dans leur partie externe, des productions hypodermiques.

Ainsi l'hypoderme de l'adulte avec toutes ses formations, n'est que la continuation de celui de la larve qui subit un surcroît de développement, procédant à la fois d'un grand nombre de points du corps.

Cellules glandulaires. — Chez l'Abeille, nous avons constaté que vers le début de la nymphose, le protoplasme et le noyau des cellules larvaires sont rejetés vers l'extérieur, tandis que la base est remplie de grosses vacuoles séparées par de minces travées protoplasmiques ; cela ressemble à ce qui se passe chez la Guêpe. Mais ici, on voit certains noyaux des cellules hypodermiques s'hypertrophier avec le protoplasme qui les entoure ; à mesure que cette masse grossit, elle est pressée par les cellules voisines et refoulée en dessous de l'assise hypodermique ; finalement, la cellule hypertrophiée est rejetée sous les autres, sans cependant jamais franchir la membrane basale (Pl. XXIII, fig, 64).

Nous avons retrouvé chez le Frelon de grosses cellules glandulaires absolument identiques aux précédentes, dans l'hypoderme imaginal du corps et des membres ; celui-ci était recouvert encore d'une épaisse mue nymphale qui devait être rejetée ; aussi, nous semble-t-il possible que ces cellules glandulaires servent par leur secrétion, à faciliter la mue.

§ 3. — Comparaison critique.

Bugnion a fort justement mis un terme à cette tendance par laquelle certains des auteurs précédents identifiaient toute prolifération hypodermique aux disques imaginaux des Muscides; il réserve ce nom aux formations vraiement homologues (pattes, ailes, appendices génitaux), et reconnait la prolifération diffuse de l'hypoderme, partant de certains points déterminés à chaque segment.

Nos observations concordent, d'une manière générale avec celles de van Rees, car nous ne voyons *pas de solution de continuité* entre l'hypoderme larvaire et l'imaginal, contrairement à ce que décrit Viallanes.

Toutefois, van Rees représente l'hypoderme définitif s'avançant sur les anciennes cellules qui seraient rejetées à l'intérieur ; c'est ce qu'indiquent ses figures, un peu schématisées, semble-t-il ; nous avons vu, au contraire le remplacement se produire par invasion, dans un même plan. De même que Ganin, nous pensons que les noyaux larvaires se transforment en noyaux imaginaux.

Avec de Bruynes, nous trouvons dans le tissu larvaire des signes de dégénérescence, mais moins accusés, car ils ne portent que sur le protoplasme ; il n'y a pas d'intervention de phagocytes chez les Hyménoptères, comme cet auteur l'a reconnu chez *Bombyx Mori* ; (il en constate au contraire chez *Musca vomitoria*).

Les conclusions de Packard, décrivant le remplacement de l'hypoderme des Insectes comme précédé forcément d'une phagocytose complète des anciennes cellules, sont évidemment trop généralisées. Chez certains types, la phagocytose peut certainement intervenir, mais elle n'est pas indispensable, et elle n'existe pas dans l'hypoderme des Hyménoptères.

Quant aux cellules subhypodermiques de Karawaiew, nous n'en avons retrouvé aucune trace, à moins que cet auteur n'ait appelé ainsi ce que nous décrivons comme *cellules glandulaires*. Ses planches ont quelque analogie avec la nôtre. (Pl. XXIII, fig. 64) ; toutefois, comme il leur assigne une origine mésodermique — ce qui n'est pas le cas des cellules glandulaires — nous hésitons à en faire le rapprochement.

Enfin, nous avons retrouvé d'une manière constante, et à tous les stades, les œnocytes de *KOWALEWSKY* et de *WIELOWIEJSKI*, mais toujours dans le tissu conjonctif, disséminés en des points quelconques de l'abdomen. Si, comme nous sommes portés à le penser, leur origine est ectodermique, elles doivent, chez nos Hymenoptères, se séparer du feuillet externe dès la période embryonnaire.

CHAPITRE III

Etude des trachées.

§ 1. — Historique.

Si les documents sur l'anatomie des trachées sont abondants, il en existe beaucoup moins sur leur transformation, et tout particulièrement chez les Hyménoptères.

Weissmann [64] (Muscides), dit que la membrane péritonéale s'enfle ; les noyaux subsistent par place, tandis que le protoplasme subit une dégénérescence graisseuse. Le tube chitineux est rejeté ; puis les cellules disparaissent. Il pense que la régénération des trachées se fait par le moyen des *Körnchenkugeln*.

Ganin [70] signale également une dégénérescence graisseuse des cellules.

Künckel d'Herculais [75] étudie la Volucelle, Eristalis, Musca, Sarcophaga et conclut que la membrane peritrachéale (ou péritonéale) devient le siège d'une activité plus grande; elle est alors recouverte de cellules qu'il compare à des histoblastes, mais dont il ne recherche ni l'origine, ni le développement.

Viallanes [82] donne à ce sujet une description bien curieuse que nous rapportons telle quelle : la couche péritonéale augmente d'épaisseur, se carmine facilement, signe de dégénérescence. Dans le protoplasme de ses cellules on voit des formations nouvelles qui lui enlèvent son aspect homogène : elles sont nées de la cellule larvaire sans participation du noyau, et deviennent des cellules embryonnaires qui se multiplient activement et forment un anneau de plus en plus large ; puis elles se dispersent et constituent des globules sanguins ou des cellules embryonnaires capables de reformer des organes nouveaux. Quant aux noyaux larvaires, tombés en dégénérescence, ils ont été rejetés vers l'extérieur de l'anneau. — Cet auteur insiste sur le mode de genèse, au sein du

protoplasme, d'élements nouveaux ; et il compare cela à l'origine de la cellule germigène observée par VAN BENEDEN chez les Dicyémides. — Quoi qu'il en soit, l'organe larvaire disparaît complètement chez les Muscides qu'il a observés.

VAN REES [89] confirme ce résultat en disant qu'il y a destruction et reconstitution des trachées *(Zerfall und Umbildung)*. — Il en est de même chez les Lépidoptères. Si l'on ouvre une chenille de *Bombyx Mori* un peu avant la quatrième mue, on y trouve un système trachéen très visible avec deux forts troncs longitudinaux d'où partent métamériquement, à chaque segment, des bouquets de ramifications, le tout tranchant en noir sur le reste des organes. Lors de la nymphose, rien ne reste de cet appareil si développé : au moins à la dissection. Il subit donc, sinon une disparition totale, au moins un remaniement des plus considérables.

GONIN [94], d'après *Pieris Brassicæ*, dit que des trachéoles capillaires se forment pour tous les appendices au cours de la troisième mue larvaire, et que les trachées permanentes apparaissent à partir de la dernière mue ; mais elles ne fonctionnent que dans la chrysalide et donnent alors naissance à un deuxième système de trachéoles.— Il ne dit point clairement ce que deviennent les trachées larvaires quant à leurs formes et quant à leur structure.

WIELOWIEJSKI [82] et WISTINGHAUSEN [90] ont décrit, l'un dans les organes lumineux des Lampyrides, l'autre dans les glandes de la soie des chenilles, des terminaisons trachéennes prenant naissance par ramificatipn d'une trachéole en un point où se trouve une *cellule trachéale terminale* en forme d'étoile (tracheal end cell).

D'après ces auteurs, celle-ci n'est aussi qu'une des cellules de la membrane péritrachéale, contrairement à SCHULZE qui y voyait un organe respiratoire spécial. Les capillaires trachéens qui se détachent en nombre variable d'un même point de ces cellules constituent une sorte de chevelu et vont s'anastomoser les uns avec les autres, formant un réseau irrégulier.

Plus récemment, HOLMGREN [95] décrit chez les chenilles des capillaires dans les glandes de la soie. Les cellules où aboutissent ces capillaires sont nommées par lui *cellules de transition* : les capillaires ramifient dans leur protoplasme.

Dans l'Œstre du Cheval, PRENANT [99] signale des terminaisons analogues de trachées dans les deux organes rouges situés au bout

du corps de la larve. Ce sont des portions modifiées du corps adipeux. Les cellules trachéales qu'il y décrit ne sont qu'une modification des cellules adipeuses. Chaque branche trachéale pénètre dans une de ces cellules et s'y ramifie abondamment, au moins à la périphérie, la transformant en une sorte de poumon cellulaire.

§ 2. — Observations personnelles.

Les trachées naissent de l'hypoderme dont elles sont une continuation. La membrane péritonéale ou péritrachéale n'est autre que la paroi épithéliale invaginée : le cylindre chitineux est un revêtement transitoire que rejette chaque mue ; la trachée agrandie en secrète un autre plus considérable. La paroi trachéenne garde tous ses caractères d'épithélium simple et pavimenteux.

Toutefois, les cellules des stigmates se différencient en organe de soutien ; elles sont plus hautes, et des nervures chitineuses leur permettent de résister à l'écrasement (PL. XXIII, fig. 66 et 67) ; elles gardent toujours leur même aspect.

D'autre part, vers l'extrémité des ramifications trachéennes, les cellules conservent un caractère embryonnaire. Nous avons retrouvé les cellules trachéales terminales de Wielowiejski, d'où partent parfois un ou plusieurs tubes chitineux capillaires. Chez les larves de guêpe, la ramification n'est pas bien considérable ; elle l'est davantage aux stades correspondants chez l'Abeille.

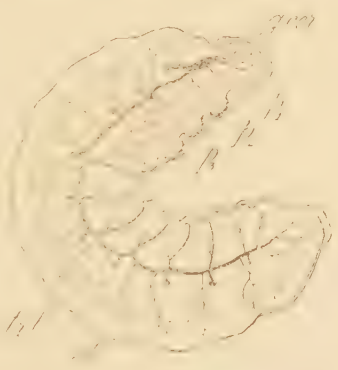


Fig. 5. — Jeune larve d'Abeille, examinée par transparence. Disposition générale des troncs trachéens ; un seul des deux troncs longitudinaux, *tr. l.*, a été figuré. On voit les dix orifices stigmatiques *st* ; p_1, p_2, p_3, bourgeons des pattes ; ceux de l'appareil génital externe se distinguent à la partie postérieure du corps ; *g. cer*, ganglions cérébroïdes.

Les choses restent en cet état pendant toute la vie larvaire : l'augmentation de volume des canaux trachéens est très faible, et en particulier, les troncs longitudinaux sont fort grêles (PL. XIX, fig. 5, et texte fig. 5).

Au stade pronymphe, la seule modification à noter est un élargissement des troncs principaux, avec amincissement de la paroi.

Au moment de la nymphose proprement dite, les terminaisons trachéennes se mettent à proliférer très activement : les branches de l'arbre respiratoire se ramifient, et, dans le voisinage de leurs terminaisons, on voit de nombreuses cellules trachéales qui sont des cellules de la paroi, émettre en tous sens des tubes chitineux capillaires. Beaucoup de ces ramifications se dirigent vers l'instestin (lequel s'est déjà transformé) ainsi que le montre la figure 6 du texte.

Comment prennent naissance ces tubes capillaires ? La figure 77 de la planche XXIII, prise d'après une nymphe de Frelon, montre la cellule trachéale faisant bien suite au revêtement cellulaire du tube de chitine ; elle émet plusieurs expansions proloplasmiques à l'intérieur desquelles sont élaborés les petits cylindres chitineux. Ceux-ci sont donc bien la suite du revêtement chitineux interne de la trachéole : la disposition de l'épaississement spiral est très visible avant la cellule trachéale et cesse aussitôt après elle ; nous ne l'avons jamais retrouvée dans les tubes capillaires. Ces tubes doivent être considérés comme des élaborations d'expansions protoplasmiques des cellules trachéales.

Fig. 6. — Schéma d'une coupe transversale d'une nymphe jeune de Guêpe, au moment où se développe l'appareil respiratoire (région abdominale) ; *im*, intestin moyen dont l'épithélium est déjà renouvelé ; *gn*, glandes génitales ; *t. a*, tissu adipeux ; *cr*, cœur ; *spr*, septum péricardique ; *m*, muscles dorsaux ; *st*, stigmate ; *tr. l*, tronc trachéen longitudinal déjà dilaté ; *c. tr*, cellules trachéales.

Il arrive souvent que ces formations au point où elles prennent naissance de la cellule trachéale, se replient sur elles-mêmes pour partir ensuite dans une direction quelconque : d'où l'apparence de pelotons formés par ces tubes capillaires autour de la cellule trachéale. C'est ce que montrent les figures 78 et suivantes de la planche XXIII. Les coupes rencontrent souvent ces tubes en section transversale.

On peut également voir plusieurs cellules terminales fusionnées en une sorte de plasmode embryonnaire, et élaborer dans leur masse un ou plusieurs tubes chitineux ; elles servivent elles-mêmes de départ à de nouvelles ramifications.

Il est fort possible que dans leur ensemble, ces tubes capillaires rentrent en relation les uns avec les autres et forment un réseau ; mais ce réseau, s'il existe, est à mailles tellement lâches et irrégulières qu'une coupe ne les rencontre jamais tout entières, et que leur existence ne peut guère se vérifier directement.

Nous n'avons trouvé aucune terminaison ni ramification à l'intérieur des cellules adipeuses, ni des glandes de la soie, ni des glandes génitales, mais seulement une pénétration très intime des tubes capillaires dans le voisinage des muscles intestinaux en histogénèse.

Pendant ce temps les troncs latéraux se sont considérablement dilatés, ainsi que les branches principales, mais sans trace de régression, à aucun moment, sans destruction des anciens organes, et par suite, sans aucune phagocytose.

Chez la Guêpe, l'Abeille et les Hyménoptères voisins, l'appareil respiratoire de l'adulte n'est que le développement, le complément de celui de la larve.

§ 3. — Comparaison critique.

Les divergences entre les observations tiennent surtout à ce que les types étudiés sont différents, et cela montre que suivant les cas, les trachées larvaires subsistent, ou bien sont détruites. Dans la dernière partie de ce travail, nous discuterons la signification de ces variations.

La description de Viallanes semble s'appliquer à un processus de phagocytose, ou tout au moins — car il faudrait s'assurer que les leucocytes englobent les fragments — de digestion extracellulaire par ces leucocytes, que nous avons proposé d'appeler *lyocytose*. (Nous aurons l'occasion de revenir sur le sens de ce terme). Quant à Viallanes, il n'a pas saisi, semble-t-il, la nature du phénomène, et il l'a décrit plusieurs fois de façon analogue ,à propos de plusieurs organes où se produit de façon certaine une intervention de leucocytes. Les cellules embryonnaires dont il parle viennent de l'extérieur,

ce sont des globules sanguins; mais il n'a pas saisi le moment de leur pénétration. Enfin, une fois remis en liberté, ces leucocytes qui ont contribué à la destruction d'anciens organes ne jouent aucun rôle, direct tout au moins, dans l'histogenèse des nouveaux organes.

Disons enfin que la disposition de cellules trachéennes servant de poumons cellulaires, doit être spéciale aux différents cas où elle a été décrite. (PRENANT) [99]. Chez nos Hyménoptères les phénomènes respiratoires se font à travers les membranes cellulaires sans que les trachées pénètrent à leur intérieur.

CHAPITRE IV

Etude des tissus conjonctifs en général.

Nous comprenons sous cette dénomination le corps adipeux et les diverses espèces de cellules qu'on y rencontre : il occupe la plus grande partie de la cavité du corps et forme des amas irréguliers que baigne le sang, ou hémolymphe ; celui-ci contient de très nombreux leucocytes. Nous y joindrons le cœur et le septum péricardique. Les muscles ont une évolution très spéciale et méritent d'être étudiés à part.

§ 1. — Historique.

Dès 1862, Fabre [62] étudia au point de vue chimique le corps adipeux des Insectes, et des Hyménoptères en particulier (Sphex, Guêpes, Frelons) : il y découvrit des granulations uriques ; la réaction de la murexide ou purpurate d'ammoniaque lui permit de reconnaître la présence d'urates dans le corps adipeux. Il remarqua toutefois que la réaction ne se fait pas toujours avec des larves d'apparence semblable (Frelons) ; il en conclut que le tissu adipeux est un organe urinaire, à sécrétion non continue, éliminant les urates moins vite que les tubes de Malpighi. Le ventricule chylifique (intestin moyen) aurait un rôle analogue chez les Sphégiens, mais non chez les Guêpes. Les Abeilles d'après lui — contrairement à Davy — n'auraient d'acide urique, dans le corps adipeux que pendant le sommeil hibernal, période où le régime melliphage est remplacé par l'autophagie, régime azoté.

Plateau [74] indique la manière de mettre en évidence des traces d'acide urique. Nous la reproduisons car elle nous a parfaitement réussi chez nos Hyménoptères : on broie les organes dans un verre de montre avec une goutte d'acide nitrique ; on fait évaporer au-dessus d'une flamme (ou d'une lampe), en tenant le verre entre ses doigts pour s'assurer constamment que la température n'est pas trop élevée ; on évapore à siccité et on laisse refroidir ; puis on retourne

ce verre de montre, comme couvercle, au-dessus d'un verre identique contenant une goutte d'ammoniaque. On chauffe encore légèrement. La couleur rouge de la murexide doit apparaître aussitôt par points et par taches sur un fond jaune.

Marchal P. [89] décrit chez l'Osmie des granulations uratiques dans le corps adipeux et dans le contenu intestinal. Ce sont de petits globules ronds souvent très petits et ne dépassant pas 25 μ de diamètre. L'acide acétique les transforme en cristaux d'acide urique; ils sont eux-mêmes formés d'urate d'ammoniaque. Cet auteur montre que l'emmagasinement urinaire dans le corps adipeux n'est que transitoire, et que les urates se développent à l'intérieur de ces cellules adipeuses, soit dans des vésicules (Sphégiens), soit dans des globules réfringents (Diptères).

Avec Weissmann [64] commence l'étude des tissus; il pense que les éléments cellulaires de la larve, au moment de la métamorphose, se fragmentent et subissent une dégénérescence granulo-graisseuse: la membrane des grosses cellules adipeuses se rompt, le noyau disparaît et le contenu se mélange au sang. Weissmann crut voir que dans cette bouillie (*Brei*), des fragments s'isolent et acquièrent un noyau, s'entourent d'une membrane et forment des « boules à noyaux » ou *Körnchenkugeln*; ce serait à leurs dépens que se formeraient la plupart des organes nouveaux, tels que muscles, trachées, etc.

Pour Auerbach [74], les cellules adipeuses ne se multiplient pas pendant la vie larvaire, mais s'accroissent. Le nombre des nucléoles augmenterait pour former plus tard autant de cellules-filles auxquelles le noyau primitif aurait servi de chambre incubatrice.

Künckel d'Herculais [75] attribue uniquement aux cellules adipeuses le rôle de cellules de réserves nutritives : elles disparaissent mais très tardivement.

Ganin [76] rectifie une erreur de Weissmann en reconnaissant que les Körnchenkugeln n'interviennent que comme matériaux nutritifs; il en est de même des cellules adipeuses qui se résolvent en sphéroïdes.

Viallanes [82] apporte une explication étrange de la régression des cellules adipeuses : leur protoplasme se résout en granules qui grossissent et sont mis en liberté par rupture de la membrane. Les granules se forment simultanément, sans que le noyau y prenne part. Chacun d'eux, entouré d'une aire moins colorable de substance,

représente, d'après cet auteur, une cellule embryonnaire, fille de la cellule adipeuse, et, ajoute-t-il, on ne peut les distinguer des cellules embryonnaires des muscles et de la tête. Pour VIALLANES, il y aurait deux espèces de ces boules à noyaux : 1° les petites, renfermant peu de noyaux (ce seraient les cellules embryonnaires nées spontanément des cellules adipeuses) ; — 2° les grandes, à plusieurs noyaux, qui seraient les cellules adipeuses hypertrophiées contenant les cellules embryonnaires.

La notion de Körnchenkugeln et de boules à noyaux se trouve par là singulièrement confuse, aussi bien quant à leur origine que relativement à leur rôle ultérieur, car, revenant aux idées de WEISSMANN, VIALLANES en fait provenir une partie des muscles du thorax ; enfin le terme de cellules embryonnaires laisse entendre qu'il leur attribue un grand rôle dans l'histogénèse en général.

C'est à KOWALEWSKY [85] que l'on doit d'avoir jeté quelque lumière sur la signification des Körchenkugeln proprement dits. Dans son remarquable travail sur les Muscides, il montre que ceux-ci proviennent des leucocytes qui, jusque là, n'avaient guère retenu l'attention. Les leucocytes pénètrent dans les muscles, les découpent, en englobent des débris, et repartent à travers la cavité du corps, emportant des inclusions plus ou moins considérables. Puis après les avoir lentement digérées, ils reprennent leur aspect primitif : sur ce point, KOWALEWSKY paraît moins affirmatif. C'est là un phénomène de digestion intracellulaire, de phagocytose, sur lequel METSCHNIKOFF avait attiré l'attention dès 1863. KOWALEWSKY fit également des expériences *in vivo*, et, à travers la vésicule céphalique transparente d'une chrysalide, il a vu, par vingt-quatre heures d'observations, que des Körnchenkugeln avaient pénétré dans les cellules adipeuses pour les détruire. Mais DE BRUYNES, qui rappelle ce fait, doute que KOWALEWSKY ait réellement observé le moment de la pénétration.

VAN REES [87] considère également la destruction des muscles comme se faisant par les leucocytes qui deviennent par suite des Körnchenkugeln ; il a vu également des leucocytes — et non des Körnchenkugeln — pénétrer dans les cellules adipeuses et s'entasser autour du noyau. Enfin, les cellules du corps gras seraient, en partie du moins, des organes lymphoïdes.

Revenons un peu en arrière pour rappeler que, dès 1885, KOWALEWSKY avait décrit dans les tissus conjonctifs une nouvelle espèce

d'éléments, les cellules glandulaires, nommées œnocyets par Wielowiejski. Nous avons déjà dit à propos de l'hypoderme quels auteurs les avaient décrits, et qu'ils leur assignaient une origine exodermique.

En 1891, Cuénot fait une étude complète du sang et de ses fonctions, chez les chenilles en particulier. Il décrit les *amibocytes* (ou leucocytes) et des *corpuscules muriformes*. Les amibocytes sont d'après lui de plusieurs sortes : 1° les amibocytes jeunes et plus petits ; les amibocytes plus âgés, plus grands et à protoplasme abondant : 3° les amibocytes à noyaux plus petits, dont le protoplasme présente des granulations bactériformes et acidophiles ; 4° des amibocytes dégénérés dont le noyau rentre en chromatolyse. — Le même auteur décrit [96], sur *Grillus domesticus* la division des amibocytes par caryocinèse, suivie de leur régression ; de plus jeunes amibocytes absorberaient les débris des anciens ; il signale aussi, intercalés au milieu des cellules adipeuses péricardiques, des organes phagocytaires au nombre de quatre paires, que constituent de grands amibocytes capables d'absorber l'encre de Chine : les cellules péricardiques se colorent particulièrement par le carmin ammoniacal et forment une sorte de glande lymphatique persistante.

Dans le tissu adipeux de la Blatte, Cuénot mentionne les cellules uriques, tranchant par leur aspect blanc opaque, et présentant la réaction de la murexide ; il les considère comme des reins d'accumulation. — Il note enfin que les phagocytes sont sans action sur les tissus cellulaires bien vivants.

Korotneff [92] nie toute intervention des leucocytes dans la destruction des anciens tissus, chez le type qu'il étudie (*Tinea*), mais sans mettre en doute les résultats de Kowalewski et de van Rees sur *Musca vomitaria*.

De Bruynes [98] remarque que la destruction des cellules adipeuses se fait surtout dans le voisinage d'organes en néoformation, et, d'après lui, il n'est par rare de voir des leucocytes englober les débris de la cellule adipeuse ; ils interviendraient ainsi comme phagocytes, mais d'une manière tardive ; de plus, chez *Bombyx Mori*, les grandes cellules adipeuses elles-mêmes joueraient le rôle de *myoclastes*, c'est-à-dire d'éléments destructeurs des muscles, dont elles engloberaient les débris. Chez *Tenebrio*, il n'y aurait point de ces myoclastes.

Karawaiew [98] distingue dans le tissu conjonctif (ou mésoderme) les éléments suivants :

1° Les cellules du corps adipeux.

2° Les grands phagocytes.

3° Les cellules glandulaires (ou *Drüsenzellen*, qui ne sont autres que les œnocytes).

4° Les leucocytes.

5° Les cellules péricardiques.

6° Les cellules embryonnaires, servant ultérieurement de myoblastes imaginaux.

Il ne reconnaît, chez la Fourmi qu'il étudie (*Lasius niger*), aucune intervention de leucocytes dans la destruction des muscles ; (nous montrerons plus loin les erreurs d'interprétation qu'il a commises). mais il admet que chez d'autres types (*Petiolus*), il puisse se produire de la phagocytose.

Les grands phagocytes sont d'après lui des cellules d'aspect amiboïde qui se nourrissent aux dépens des cellules adipeuses, dont elles détruisent quelques-unes ; puis elles se remplissent de petites masses réfringentes (*lichtbrechender kugelchen*), et d'après lui, dégénèrent et disparaissent.

— Dans un récent travail, Berlese [99] donne les conclusions suivantes :

Chez les Diptères Némocères, tels que *Tipula* et *Culex*, le tissu adipeux larvaire subsiste chez l'adulte ; chez d'autres Némocères et chez les Brachycères, il se forme un tissu adipeux imaginal aux dépens d'éléments mésodermiques, tels que le protoplasme et les noyaux des fibres musculaires détruites,

Cet auteur a surtout étudié les transformations du tissu adipeux larvaire pendant la vie de la larve et de la nymphe. Les cellules adipeuses baignent dans une substance de réserve, granuleuse et finement ponctuée, qui pénètre dans les cellules et y prend une forme ellipsoïde ; au centre de ces petites sphères apparaissent des centres de transformation de la nature chimique de ces réserves ; cela simule des noyaux, plus fortement colorés, au centre de petites pseudo-cellules, fort nombreuses à l'intérieur de la cellule adipeuse. Peu à peu, celle-ci en est totalement remplie. Le dépôt de cette substance

de réserve est plus tardif chez les Diptères carnivores que chez les végétariens.

Pour l'histogénèse du tissu adipeux imaginal — lorsqu'il s'en forme — les noyaux des anciens muscles se divisent ; ils constituent, avec le sarcoplasme qui les entoure, des boules granuleuses (*sferule di granuli*). Les derniers restes de substance contractile qui y sont inclus sont digérés ; enfin, après de nombreuses divisions caryocinétiques, et une sorte de dégénérescence graisseuse, cela forme un nouveau tissu adipeux, dont certains éléments, remis en liberté, constituent des amibocytes à protoplasme réticulé. Quant aux anciennes cellules adipeuses, elles subsistent encore chez l'adulte, puis sont détruites par des cellules migratrices. En opposition avec VAN REES, BERLESE dit, et il insiste sur ce point, que la phagocytose est tout à fait restreinte ici, qu'elle est tardive, et bien postérieure à la vie nymphale ; mais il ne donne pas de détails à ce sujet.

§ 2. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

A notre tour, nous distinguons chez la larve :

1° Les cellules adipeuses.

2° Les cellules excréto-sécrétrices.

3° Les leucocytes, de taille et d'aspect divers.

4° Les cellules du septum péricardique.

5° Les cellules de la paroi du cœur.

6° Les œnocytes.

7° Des myoblastes, localisés à la base des bourgeons des appendices.

Rappelons tout d'abord que des travaux récents, et, en particulier ceux de LÉCAILLON [98] ont montré que, chez les Insectes tous les éléments mésodermiques se formaient aux dépens de l'ectoderme : le tissu adipeux dérive de deux cordons mésenchymateux occupant presque toute la cavité du corps et se groupant autour des divers tissus. Il n'est donc pas étonnant que chez des larves très jeunes, tous les éléments encore peu différenciés qui en dérivent, présentent des ressemblances d'autant plus grandes que l'on est plus près du moment de leur origine commune.

Aussi notre description s'appliquera-t-elle au moment où ils sont suffisamment individualisés, c'est-à-dire quelque temps après l'éclosion.

Cellules adipeuses. Chez une larve jeune (Pl.XIX, fig. 5), le tissu adipeux forme des masses encore peu volumineuses; il est peu abondant dans les segments antérieurs, et surtout dans la partie postérieure du corps. Les cellules ont un diamètre de 30 à 40 μ, la moitié environ de ce qu'elles acquerront ultérieurement; elles ont la forme d'ovoïdes plus ou moins déformés par leurs pressions réciproques, car elles forment chez la Guêpe un tissu relativement assez serré. Les noyaux sont ovalaires, ou en forme de triangles ou de rectangles à angles émoussés; ils ont déjà une certaine irrégularité qui ne fera qu'augmenter. On n'y discerne guère de structure, toute la masse du noyau prenant les colorants très vivement et avec uniformité.

Le protoplasme, déjà vacuolaire, est condensé autour du noyau, tantôt vers le centre de la cellule, plus souvent contre la membrane. Celle-ci est bien nette : une mince couche de protoplasme y est appliquée à son intérieur, et, de distance en distance, des trabécules la rejoignent à la masse protoplasmique principale. C'est entre ces trabécules que sont les volumineuses vacuoles mentionnées ci-dessus (Pl. XXIII, fig. 71, 72, 73).

Cellules excrétrices. On peut déjà remarquer que parmi les cellules du corps adipeux, certaines d'entre elles n'ont pas l'aspect vacuolaire, que leur protoplasme est homogène ou finement granuleux et que leur noyau garde une forme plus régulière que celui des cellules voisines, auxquelles elles ressemblent d'ailleurs par leurs contours et leur situation relative : leur taille est toutefois un peu plus petite. Il paraît évident que ces éléments font partie intégrante du corps adipeux, qu'elles ont même origine que les éléments voisins, autrement dit, qu'ils ne sont pas venus de l'extérieur. Ce sont des cellules-sœurs des cellules adipeuses; leur différenciation est encore peu sensible, car un examen superficiel ne les fait pas remarquer. Elles sont du reste peu nombreuses; une coupe transversale n'en rencontre pas plus de six à dix en moyenne. Tandis que les cellules adipeuses proprement dites deviennent des réserves de graisse, elles, au contraire, n'emmagasinent point de

volumineux matériaux et restent par suite, plus petites. Une autre conséquence de ce fait sera une activité plus grande de leur protoplasme au point de vue des sécrétions.

Telles sont, au début de la vie larvaire, les cellules que nous avons appelées *excréto-secrétrices*, ou simplement *excrétrices :* ce nom sera justifié par la suite.

Tissu adipeux chez l'Abeille. On peut faire des observations semblables sur de jeunes larves d'Abeille. Toutefois, les cellules excrétrices sont font rares et plus difficiles encore à distinguer des cellules adipeuses. Celles-ci, en outre, ne sont pas serrées les unes contre les autres, et conservent une forme ellipsoïde plus régulière que chez la Guêpe ; la coloration à l'hématoxyline fait distinguer dans leur noyau de nombreux grains chromatophiles arrondis.

Évolution des cellules adipeuses. Revenons à la Guêpe. A un stade larvaire plus avancé, les cellules adipeuses ont considérablement grossi et peuvent atteindre de 60 à 80 μ. Le protoplasme s'est condensé autour du noyau, vers le centre de la cellule, et il figure une sorte d'étoile irrégulière dont les branches sont de fins trabécules allant rejoindre la membrane.

Le noyau lui-même s'est le plus souvent allongé et comme étiré en son milieu ainsi qu'un tube de verre chauffé au rouge ; les formes qu'il affecte sont des plus variables : tantôt rectiligne, tantôt incurvé, il possède parfois des renflements terminaux : parfois aussi, il se scinde en deux. Il s'agit là d'une division directe que doit suivre rarement, sinon jamais, la division du protoplasme et l'apparition d'une membrane. Ces cellules si vacuolaires sont sont bien peu aptes à une bipartition, et, de fait, nous ne l'avons jamais observée. Il en résulte que l'on trouve assez souvent dans une même cellule, deux noyaux plus ou moins rapprochés, ou même réunis encore par un fin pédicule.

La structure du noyau est toujours à peu près la même et présente de nombreux grains dans un suc nucléaire très chromophile également, et ne se décolorant pas par l'acide chlorhydrique : la chromatine semble donc répartie assez uniformément.

Cependant, dans les noyaux rencontrés deux par deux dans une même cellule et provenant d'une division récente, les grains chromatiques nous ont paru généralement plus volumineux, moins nombreux et plus distincts, sur un fond plus clair ; cela, bien entendu,

sur la même préparation ; il y a donc, à notre avis, un remaniement de la chromatine accompagnant cette division directe du noyau. Si l'on considère ce caractère comme indiquant un phénomène de caryocinèse, nous aurions là un intermédiaire entre ces deux modes de division, direct et indirect : les cellules adipeuses garderaient donc comme un vestige de leur mode primitif de caryocinèse, même lorsque leur fonction de réserve les a fait dégénérer au point de vue nucléaire et protoplasmique.

Parfois enfin, entre deux noyaux récemment séparés, un fin trabécule protoplasmique figure une ébauche de séparation, qui ne peut aboutir à une cloison définitive.

Par suite de l'augmentation de volume des cellules, bien plus que par le fait de leurs divisions, le corps adipeux a grossi et constitue un tissu assez compact, remplissant la presque totalité du corps à l'exception de la tête et des derniers segments. Les cellules forment des îlots irréguliers, isolés ou en sortes de bande ; le sang les baigne, aussi de très nombreux leucocytes se voient-ils au milieu du corps adipeux, s'appliquant parfois contre les élément qui le composent. Mais ce n'est que très exceptionnellement, et pour ainsi dire, jamais, que nous avons vu un leucocyte pénétrer dans ces cellules : le fait ne doit donc, chez nos Hyménoptères, ne se produire que si ces cellules sont en mauvais état physiologique, alors que le microscope peut ne rien y découvrir d'anormal.

Mais que sont devenues les cellules excrétrices ? Elles se sont accrues notablement, elles aussi, et conservent avec les cellules adipeuses le même rapport de grandeur ; elles gardent leur noyau régulier à nombreux grains chromatophiles ; mais leur protoplasme est devenu finement et assez régulièrement alvéolaire parsemé de granulations excessivement ténues, qu'on ne distingue guère qu'avec les objectifs à immersion.

Ce qui frappe particulièrement l'attention, c'est qu'autour de chacune de ces cellules excrétrices, les cellules adipeuses, dans la grande majorité des cas, sont en mauvais état. Des observations répétées montrent qu'il ne s'agit pas d'une simple coïncidence. La membrane du noyau de la cellule adipeuse disparaît, et le fond du noyau se confond avec le protoplasme avoisinant, quand on colore à l'hématéine : les grains chromatiques disparaissent peu après. Les cellules apparaissent ainsi sans noyau ; mais leur protoplasme lui-même ne prend bientôt plus les colorants (hématoxyline ou

picro-carmin); il diminue d'étendue et disparaît, évidemment résorbé par la cellule excrétrice qui vit à ses dépens. (Pl. XXIII, fig. 71). Ce fait a déjà été signalé pav KARAWAIEW [98].

Mais il y a plus : sur certaines séries de coupes, nous avons trouvé des cellules adipeuses particulièrement volumineuses par rapport aux cellules excrétrices, et, dans ce cas nous avons observé divers degrés de pénétration des secondes dans les premières qui subissent la régression décrite plus haut (Pl. XXIII, fig. 72). Il semble bien qu'il y ait résorption, digestion de la cellule adipeuse par la cellule excrétrice ; ce n'est pas de la phagocytose telle qu'elle a été définie par METCHNIKOFF, puisque l'élément qui digère n'englobe rien : ou bien il est au contact, et la digestion est juxta-cellulaire, ou bien même il pénètre dans la cellule qu'il assimile. Nous avons proposé le nom de *lyocytose* (C. Rendus de la Société de Biologie, janvier 1900) pour exprimer d'une manière générale l'action d'une cellule qui digère des substances situées en dehors d'elle par le moyen des diastases qu'elle sécrète. Disons dès à présent que nous retrouverons souvent ce processus, avec divers aspects, au cours des métamorphoses internes : nous en avons déjà dit un mot à propos de l'hypoderme. Nous reparlerons un peu plus loin et à diverses occasions de la signification de ce terme.

Dès que commence la nymphose, à son début, lorsque l'épithelium de l'intestin moyen n'est pas encore remplacé et que la larve file son opercule, le contenu des cellules adipeuses subit une transformation chimique : il se fragmente et se résout en granules homogènes et sphériques, formés de substance de réserve, sans que le noyau change d'aspect. Lorsque la nymphe est définitivement enfermée, ou peu de temps après, chaque cellule contient un très grand nombre de granules dont les dimensions varient entre 1 et 10 μ environ. La cellule en est comme distendue, et sa membrane devient parfois difficile à voir.

Le noyau subit une forte diminution de volume ; sa forme devient plus linéaire : il semblerait même qu'il tende à disparaître ainsi que les petits fragments colorables qui l'entourent et qui en proviennent. Toutefois, nous avons retrouvé le noyau dans de nombreuses cellules, et jusqu'au moment de l'éclosion ; il reste réduit et comme aplati par la pression des réserves accumulées dans la cellule.

Chez l'adulte également, nous l'avons revu, sur le Frelon et sur la Guêpe, avec des modifications que nous décrirons plus loin.

Cela nous amène à conclure que dans l'un et l'autre cas, le noyau peut subsister avec la cellule qui le contient, pendant toute la nymphose et jusqu'après l'éclosion.

La cellule adipeuse a d'ailleurs bien changé d'aspect ; nous avons dit qu'elle devient un véritable grenier de réserves sous forme de granules qui la gonflent et la distendent. Elle est alors manifestement incapable de toute division : on peut dire, en ce sens qu'elle a subi une dégénérescence granulo-graisseuse, que beaucoup d'auteurs ont signalée.

A un stade de nymphe avancé, on voit, dans la région abdominale notamment (1), des plages entières composées de granules juxtaposées sans qu'on puisse discerner aucune structure cellulaire ; or la fixation est aussi satisfaisante que dans les autres régions, comme on peut le constater sur divers organes enclavés dans le corps adipeux : il me semble donc qu'on peut affirmer que *certaines cellules adipeuses*, chez la Guêpe et le Frelon, *disparaissent* pendant la nymphose, à la suite de leur transformation en organes de réserves.

D'autre part, on retrouve souvent, surtout dans le thorax ou près des contours du corps, des cellules adipeuses, à membranes plus ou moins visibles, mais dont la disposition des granules autour du noyau correspondant permet de retrouver l'individualité primitive :

Notons enfin que les leucocytes interposés ne pénètrent *jamais* dans les cellules adipeuses, même lorsqu'elles sont, pour ainsi dire, démantelées.

On peut donc conclure que, si certaines cellules disparaissent pendant la nymphose, d'autres très nombreuses subsistent jusque chez l'adulte comme organes de réserve. L'examen des Guêpes et des Frelons nous a donné les mêmes résultats.

Tissu adipeux chez l'adulte. Prenons d'abord le cas de Frelon, peu après l'éclosion : toutes les granulations de réserves sont digérées, et l'on n'en retrouve plus trace. Les cellules adipeuses qui subsistent se fusionnent en une sorte de plasmode finement réticulé et vacuolaire, d'aspect bien différent de ceux que l'on avait précédemment.

Les noyaux présentent alors un phénomène curieux qui tient à la fois du bourgeonnement et de la fragmentation. Disons en passant

(1) Des cellules excrétrices y abondent, tandis qu'elles manquent dans le thorax; peut-être n'est-ce qu'une coïncidence.

que, chez la nymphe, ils n'ont jamais été aussi déformés chez le Frelon que chez la Guêpe, et qu'ils ont gardé un plus notable volume. Nous les retrouvons chez l'adulte (fig. 7 du texte), allongés, en

Fig. 7. — Tissu adipeux du Frelon, après l'éclosion. — Les granulations de réserve ont disparu. Les cellules sont fusionnées en une sorte de plasmode à structure finement réticulée, contenant de nombreuses vacuoles, *v*; les noyaux larvaire *N* s'allongent en forme de boyau, ou bourgeonnent latéralement *N'*, et donnent naissance à des noyaux plus petits *n*; on en voit un grand nombre disséminés dans le plasmode.

forme de boudins plus ou moins sinueux et irréguliers. La substance chromatique s'est morcelée en très petits fragments; d'autre part la membrane se resserre en certains endroits, ou bien forme des diverticules où les corpuscules chromatiques s'engagent et finissent par être isolés. Les noyaux larvaires, de grande taille, semblent ainsi se ramifier et donner par bourgeonnement des noyaux beaucoup plus petits que l'on retrouve disséminés dans tout le plasmode.

Le tissu adipeux imaginal n'est que la continuation du tissu larvaire, après une réduction en volume du noyau. Nous retrouverons dans les muscles de l'intestin des faits absolument comparables.

Dans le tissu adipeux de la Guêpe adulte, les cellules subsistantes gardent leur forme et leur contour: on y retrouve les petits fragments nucléaires comme dans le cas du Frelon.

Ce qu'il importe de bien constater, c'est que les réserves accumulées ont disparu, sans être utilisées par les cellules adipeuses elles-mêmes: cette digestion s'est faite par des éléments étrangers (tissus imaginaux, glandes génitales peut-être, ou leucocytes probablement), mais *sans aucune phagocytose*: il s'agit par suite d'une digestion extra-cellulaire, à distance, par des diastases que sécrètent les cellules qui assimilent. Cela rentre dans ce que nous avons

nommé lyocytose, les lyocytes étant les éléments qui profitent de cette nutrition.

Remarquons que cette série de modifications, générale pour l'ensemble du corps adipeux, ne doit pas être confondue avec la régression que certaines cellules semblent subir chez la larve, en très petit nombre du reste, lorsqu'elles sont au contact de cellules excrétrices, ainsi que l'avons dit plus haut.

Quant aux leucocytes apportés par le sang, si on les voit parfois appliqués aux membranes cellulaires, on ne les retrouve jamais à leur intérieur. A vrai dire, il n'est pas impossible que si des membranes se rompent, ils se nourrissent des granules les plus minimes, (ils sont eux-mêmes plus petits que la plupart d'entre eux) ; mais, s'ils en ingéraient de volumineux, on ne manquerait pas de s'en apercevoir car ils prendraient l'aspect des körchenkugeln de VAN REES. Ce qu'on peut affirmer, c'est qu'ils ne causent pas, chez nos Hyménoptères, d'histolyse du corps adipeux, puisque celui-ci persiste pendant toute la nymphose ; et que, si le phénomène phagocytaire se produit dans d'autres groupes d'Insectes, il ne saurait passer inaperçu, à cause du volume énorme du corps adipeux qui serait absorbé par les leucouytes.

Evolution des cellules excrétrices. Elles subsistent également jusque chez l'adulte, en subissant une modification curieuse et d'ailleurs passagère.

Au stade de nymphe jeune, alors que les anciens tubes de Malpighi ne fonctionnent plus, et que les nouveaux tubes ne sont pas complètement développés, on retrouve les cellules excrétrices littéralement bourrées de sphéroïdes réfringents, de dimensions variables, mais très minimes (Pl. XXII, fig. 61), qui suivant, la mise au point, apparaissent brillants ou sombres, avec clarté centrale ou annulaire. Ce sont les granules réfringents que signale KARAWAIEW dans les " grands phagocytes ", et qui correspondent également aux globules d'urate d'ammoniaque étudiés par MARCHAL [89] chez les Diptères ; nous avons vérifié qu'ils présentaient la même insolubilité dans l'acide chlorhydrique.

Leur nombre est si considérable et leur amoncellement si opaque qu'ils masquent en grande partie les cellules qui les renferment. Celles-ci sont cependant bien reconnaissables à leurs dimensions, à leur répartition, à leurs rapports avec les cellules adipeuses

voisines, et, lorsqu'il n'est pas complètement caché, à leur noyau de forme régulière (Pl. XXII. fig. 61).

Ces cellules ont donc une fonction excrétrice, jointe à cette propriété de digérer partiellement les cellules adipeuses par les sécrétions qu'elles produisent ; ce qui justifie le nom que nous leur donnons.

A un stade suivant, très voisin, toutes les granulations réfringentes ont disparu : le cellule excrétrice ne les contenait donc que transitoirement, et son rôle de rein d'accumulation ne dure que peu de temps. De plus nous avons trouvé de ces urates, sur différentes séries de coupes, à des stades de nymphe qui ne se correspondaient pas rigoureusement.

Ces résultats concordent avec ceux des auteurs qui reconnaissent au corps adipeux dans son ensemble, un rôle intermittent dans la fonction d'excrétion urinaire.

Enfin, sur la même série de coupes de nymphe, on trouve parfois des cellules excrétrices remplies de granules réfringents, d'autres qui en ont peu, d'autres plus du tout. Comment se fait cette dissolution, nous n'avons pu le déterminer, mais nous avons constaté que le protoplasme, après disparition des granules, restait régulièrement vacuolaire et réticulé, les vacuoles correspondant assez exactement à la place et à la dimension des granules disparus ; au centre de chacune d'elles, se retrouve un très petit point fortement chromophile, qui est ou un reste d'excreta, ou peut-être une substance de réserve.

Les cellules excrétrices, ne disparaissent jamais et subsistent dans le corps adipeux avec l'aspect et la structure que nous venons de décrire. Leur noyau, fortement coloré dans son ensemble, montre toujours quelques grains plus vivement chromatiques.

Nous avons retrouvé ces éléments excréteurs chez le Frelon et chez l'Abeille, plus nombreux et plus développés chez le premier, moins au contraire chez la seconde ; au reste avec les mêmes caractères et les mêmes particularités.

Corpuscules du sang. Œnocytes. Les corpuscules du sang comprennent les *œnocytes* et les *leucocytes*.

Nous mettrons à part les œnocytes qui peuvent être considérés comme faisant partie du sang par le fait qu'ils n'ont aucun rapport fixe et défini avec les cellules adipeuses parmi lesquelles on les

trouve ; ils sont elliptiques, plus ou moins amiboïdes, et ne semblent pas, chez nos Hyménoptères, présenter de disposition spéciale, sauf qu'ils n'existent que dans l'abdomen.

Leur nombre est relativement faible chez les Guêpes et les Frélons ; il est plus grand chez les Abeilles : jamais ils ne constituent d'amas ni de groupes.

Leur taille est un peu inférieure à celle des cellules adipeuses, chez la Guêpe, surtout lorsque ces éléments ont acquis tout leur développement.

Chez l'Abeille, au contraire, les œnocytes sont de taille égale ou supérieure à celle des cellules adipeuses, et présentent les mêmes particularités que chez la Guêpe.

L'aspect de leur protoplasme est sombre : celui-ci se colore fortement par le carmin ou l'hematoxyline, et tranche vivement sur le fond de la coupe. Le noyau volumineux ne peut les laisser confondre avec aucun des éléments voisins : il se colore vivement, avec de nombreux grains plus chromatiques.

Tels ils sont au début, tels les œnocytes demeurent chez l'adulte sans changer de forme, de structure ou de relation avec les tissus environnants : jamais nous ne les avons vu phagocyter aucun débris : il semble que leur tension superficielle soit forte et s'oppose à de trop grandes déformations. Tout au plus, en tenant compte de variations, pour ainsi dire individuelles, peut-on constater une légère augmentation de volume avec l'âge, comme s'ils s'étaient nourris aux dépens du milieu ambiant. Ce fait permet d'affirmer qu'ils sécrètent autour d'eux des ferments. Aussi les considérons-nous comme des cellules glandulaires (nées de l'hypoderme), et jouant le rôle de glandes à sécrétion interne, mais de glandes dissociées. Peut-être servent-elles à la nutrition générale des tissus, ou même à la cytolyse des cellules larvaires destinées à disparaître. Autrement dit, on peut leur attribuer une part dans la lyocytose.

Leucocytes. Les leucocytes ou amibocytes sont les plus nombreux des corpuscules du sang : on les retrouve entre les masses du corps adipeux, mais ils abondent particulièrement près de la paroi du cœur, du septum péricardique et de la cloison hypocardiale (Pl. XXII, fig. 60), ainsi que dans la grande lacune qui occupe la partie postérieure de l'abdomen (Pl. XIX, fig. 2).

Sur une jeune larve d'Hyménoptère, ils sont tous très semblables

les uns aux autres : la taille ne dépasse pas 5 à 6 μ. Ils sont de forme sensiblement circulaire ; leur protoplasme, homogène, se colore assez fortement et présente un noyau petit et régulier.

Il en est ainsi chez des larves jeunes, mais il se produit bientôt entre eux une différenciation. Les uns restent petits et prennent, surtout au moment de la nymphose, une forme elliptique allongée : ce seront eux qui pénétreront dans les muscles comme il sera dit plus loin ; il est évident que leur petite taille leur permet plus de mobilité et que leur forme se prête mieux à une pénétration dans les organes qu'ils détruisent.

En effet, toutes choses restant égales d'ailleurs, la tension superficielle augmente quand le rayon de courbure diminue ; ils auront donc une plus grande résistance mécanique que les autres leucocytes. — Notons encore à leur sujet que leur nombre devient rapidement considérable dans les muscles qu'ils envahissent ; il serait possible qu'il y eût alors une division sur place de ces leucocytes de petite taille ; mais n'ayant jamais vu clairement la démonstration du fait, nous le signalons comme une simple hypothèse.

Les autres globules du sang ont subi, dans le cours de la vie larvaire, un accroissement notable de volume en même temps qu'apparaissent dans leur protoplasme de fines vacuoles. Sur les préparations de tissus, fixées rapidement par le sublimé acétique chaud, ils se retrouvent parfois avec leur forme amiboïde, mais assez rarement toutefois ; ce n'est que leur étude *in vivo* qui peut donner idée de leurs déformations.

Au moment où l'histolyse musculaire est la plus active, on les trouve, eux aussi, très nombreux, dans le voisinage des tissus attaqués; mais les petits leucocytes seuls font invasion dans la fibre. Les autres restent dans le voisinage, se nourrissent des produits solubles mis en liberté par l'action lyocytaire des petits leucocytes et peut-être des grands eux-mêmes.

Les grands leucocytes sont de deux à trois fois plus larges en diamètre que les petits, leur protoplasme est rempli de vacuoles, mais, entre ces deux types extrêmes, on peut observer tous les intermédiaires, suivant les points examinés d'une même préparation ; on serait tenté de les considérer comme des éléments différents, si l'on ne connaissait leur origine commune.

Il existe également des termes de passage lorsque les leucocytes, après une nutrition abondante, assimilent peu à peu les substances

qu'ils ont digérées. C'est ce qui arrive au voisinage des muscles extenseurs de la région dorsale qui subissent, pendant la nymphose, une modification décrite plus loin. Il existe dans chaque segment de grands leucocytes qui se nourrissent, probablement aux dépens de ces muscles, sans phagocytose, et si abondamment qu'ils prennent une dimension exceptionnelle (1) ; en même temps, leur protoplasme devient fortement éosinophile, ce qui les fait ressembler, en plus petit, à des œnocytes ; leur disposition segmentaire pourrait même prêter à confusion, si l'on se souvient de ce qui a été signalé sur *Bombyx Mori* pour les œnocytes. Cependant, les cellules en question sont bien des leucocytes, car, dans des stades ultérieurs, on les voit reprendre peu à peu leur aspect primitif (Pl. XIX, fig. 3 ; Pl. XXIII, fig. 75).

Mais tous les leucocytes ayant pris part à l'histolyse musculaire n'ont pas le même sort : il en est, comme cela se passe pour le thorax, qui après avoir détruit, partiellement au moins, la musculature ancienne, présentent en très grand nombre des signes de dégénérescence, de chromatolyse du noyau, et finalement disparaissent (Pl. XXII, fig. 54).

Disons également que nous n'avons jamais vu de fragments musculaires emportés à travers la cavité du corps par un leucocyte quel qu'il soit, même lorsque des fragments musculaires ont été entourés par des leucocytes, en un mot, qu'il n'y a pas, chez les Hyménoptères, de Körnchenkugeln.

Septum péricardique et cœur. — Le septum péricardique s'étend sous le cœur comme un recouvrement en forme de demi-cylindre qui sépare les muscles longitudinaux du tissu adipeux dit péricardial ; celui-ci, d'ailleurs, ne présente chez nos Hymenoptères aucun caractère spécial comme cela a été décrit ailleurs.

Ce septum est formé d'une assise cellulaire unique. Les éléments qui le composent ont un protoplasme clair, et diffèrent absolument des cellules adipeuses auxquelles on les a parfois comparés. Ils ressemblent beaucoup plus aux leucocytes bien qu'ils soient juxtaposés et unis les uns aux autres : leur taille est plus grande en général, mais comme certains d'entre eux présentent des divisions, il y en a de diverses grandeurs.

(1) On peut donc dire qu'ils se sont nourris et accrus par lyocytose.

Il semble même que par division ils puissent donner naissance à des leucocytes qui sont mis alors en liberté dans la cavité du corps. Le septum péricardique serait donc, à notre avis, un point d'origine de leucocytes dans la période post-embryonnaire (Pl. XXII, fig. 61 et 62).

Les cellules du septum péricardique sont comme engaînées entre deux minces membranes qui, au niveau du plan médian, juste sous le cœur, se replient dans ce plan et constituent une sorte de septum incomplet qui ne descend pas jusqu'à l'intestin ; on peut la désigner sous le nom de *cloison médiane* (Pl. IV, fig. 61, *cl*), car elle partage en deux moitiés symétriques le corps adipeux. Peut-être des leucocytes se forment-ils aussi dans son voisinage immédiat, ainsi que le pensent Balbiani, Kowalewski et Cuénot.

Le cœur est formé de minces cellules endothéliales très larges et juxtaposées, sur la face interne de laquelle nous avons remarqué, chez la Guêpe, une différenciation intéressante. Ce sont des striations musculaires absolument typiques, n'intéressant que la moitié de l'épaisseur de cette cellule déjà fort minime ; elles sont du reste très reconnaissables avec leurs espaces alternativement clairs et sombres, les premiers coupés d'un petit trait sombre (Pl. XXII, fig. 61) ; l'objectif à immersion est nécessaire pour les distinguer.

C'est là un exemple curieux d'élaboration de substance contractile striée sur la périphérie d'une cellule. Des endothéliums contractiles ont été décrits (Ribbert) [89], mais de semblables éléments endothélio-musculaires striés n'ont pas été encore signalés à notre connaissance, au moins chez les Insectes. L'existence d'un élément musculaire dans le cœur des larves pouvait presque être prévu à priori, puisque cet organe est contractile, en l'absence de muscles aliformes : l'observation directe le montre sur des sujets suffisamment transparents (*Doryctes*). Ce qui est particulier, c'est une différenciation donnant des striations aussi caractérisées.

Cœur et septum péricardique ne subissent pas de modifications histologiques pendant la métamorphose. Ces organes ne font que changer de forme générale. Notons toutefois que la striation musculaire de l'endothélium du cœur disparaît, en raison sans doute du développement des muscles aliformes.

Nous n'en avons retrouvé la trace à aucun moment chez les larves ou nymphes de l'Abeille.

§ 3. Comparaison critique.

Nos observations concordent avec celles de de Bruynes en ce que les leucocytes n'attaquent pas les cellules adipeuses, mais il nous a paru que celles-ci ne subissent pas une dégénérescence proprement dite, puisqu'elles subsistent, tout au moins en grand nombre, malgré leur déformation considérable. Peut-être cette différence tient-elle à ce que les types étudiés ne sont pas les mêmes : il n'est pas impossible que, chez d'autres Insectes, l'utilisation des réserves se fasse plutôt par une intervention leucocytaire.

Toutefois Henneguy (renseignement oral), n'a pas trouvé non plus trace de phagocytose chez les Tenthrèdes ni chez les Coléoptères.

Contrairement à de Bruynes, nous n'avons jamais vu les cellules adipeuses jouer le rôle de phagocytes vis-à-vis des muscles ; elles sont, chez nos Hyménoptères, trop différenciées en organes de réserve pour agir ainsi.

Signalons en passant, mais sans en tirer de conclusion certaine, que la figure donnée par l'auteur précédent pour les myoclastes, ressemble beaucoup à celles des cellules excrétrices avec leurs granulations chromatiques à l'intérieur de fines vacuoles.

Il est très probable que chez les Muscides les choses se passent tout différemment que chez la Guêpe, puisque van Rees y décrit une phagocytose véritable du corps adipeux par les leucocytes. (Toutefois ses résultats sont contestés par Berlese).

Nous avons retrouvé les « grands phagocytes » dont parle Karawaiew. Cet auteur a bien vu leur action sur les cellules voisines, mais le nom de phagocyte leur est mal appliqué ; tout ce qu'on peut dire, c'est qu'elles ont peut-être une action lyocytaire. De plus, ces cellules — qui sont nos cellules excrétrices —ne disparaissent pas après avoir contenu les granulations réfringentes.

Il nous semble qu'on peut les assimiler aux « cellules à urates » dont parle Cuénot ; elles correspondent aux cellules à granules d'urate d'ammoniaque que Marchal [89] décrit chez les Muscides.

Enfin, nous n'avons pas remarqué que les cellules adipeuses situées au-dessus du septum péricardial fussent différentes des autres chez nos Hyménoptères.

Pour en revenir aux auteurs anciens, Weissmann avait bien vu la transformation du tissu adipeux qu'il appelait dégénérescence, Ganin l'avait justement interprêtée comme une mise en réserve de matériaux nutritifs.

Quant à Viallanes, il a commis la même confusion qui lui a plusieurs fois fait prendre pour des éléments cellulaires apparus soudain, soit des leucocytes venus de l'extérieur de l'organe, soit, et c'est peut être ici le cas, des formations de réserve, tels que les granules qui chez la nymphe remplissent la cellule adipeuse ; c'est ce que porte à supposer la description de Berlese. De plus, en appelant boules à noyaux les cellules adipeuses remplies de granulations, il créa une confusion avec les Körnchenkugeln qui sont des leucocytes chargés de débris d'anciens organes. — Nous avons cru devoir rapporter et discuter l'opinion déjà ancienne de cet auteur, car elle a eu cours assez longtemps en France, où les travaux étrangers étaient relativement peu connus, et que d'autre part, on doit à Viallanes un grand nombre d'excellentes observations qui ont fait faire de grands progrès à l'histologie et à l'embryogénie des Insectes.

Quant aux leucocytes, il ne peut y avoir de divergences possibles que relativement à leur origine et à leur rôle.

Pour leur origine, nous en avons dit quelques mots à propos du septum péricardique. — Pour leur rôle, nous nous résumerons en disant que chez les Hyménoptères comme chez les Muscides (Kowalewsky, van Rees), il y a intervention des leucocytes dans la destruction des muscles (de certains, tout au moins), mais la digestion se fait sur place, et il n'y a pas de Körnchenkugeln ; c'est ce que confirment les recherches de Pérez [99] sur la Fourmi, et de Terre [97] sur l'Abeille.

Récemment, [98] Karawaiew, dans son travail très documenté sur la Fourmi, a commis une erreur d'interprétation quelque peu semblable à celle de Viallanes, en ne reconnaissant pas, à l'intérieur de muscles en histolyse (ou de l'intestin moyen en rénovation), des leucocytes véritables. Il attribue à ces éléments une origine endogène dans la cellule où ils se trouvent. Mais contrairement à Viallanes qui en pareil cas les croyait apparus sans intervention du noyau, il s'efforce de prouver qu'ils proviennent du noyau même de l'élément en histolyse, muscle ou cellule épithéliale de l'intestin.

Nous allons avoir à revenir sur ces faits avec quelques détails.

Nous n'avons pas vu la formation d'un tissu adipeux imaginal, ainsi que le décrit Berlese pour les Diptères Brachycères, aux dépens d'éléments nucléaires et protoplasmiques de muscles en régression. Chez les Insectes qui nous occupent, cela ne saurait se produire, car la destruction des muscles larvaires se fait *sur place*. Elle est, de plus, très précoce, et la modification subie par le tissu adipeux chez l'adulte a lieu beaucoup plus tard : il n'y a aucune correspondance entre les deux phénomènes. Le cas des Hyménoptères se rapprocherait donc plutôt des Diptères Némocères.

Du reste, les observations comparées des divers auteurs, ou du même auteur, attestent une grande variabilité dans l'évolution du tissu adipeux, à l'intérieur d'un même groupe.

Tantôt les cellules subsistent, tantôt elles sont détruites — et nous en avons observé des deux sortes ; — ou bien elle se fusionnent en un plasmode (Frelon), ou bien elles gardent leur indépendance (Guêpe) ; dans le cas des Diptères Brachycéres (*Calliphora*), elles sont détruites après formation d'un tissu adipeux imaginal. Ces faits semblent montrer que l'individualité de ce tissu et celle de ses éléments a peu d'importance dans l'évolution de l'être ; ce qui est essentiel, ce sont ses réserves, ainsi que le moment et le mode suivant lequel elles sont utilisées.

CHAPITRE V.

Étude de l'épithélium de l'intestin moyen.

§ 1. — Historique.

Il est assez curieux que la rénovation du tube digestif n'ait pas retenu plus souvent l'attention des observateurs, alors qu'une simple dissection met en évidence que cet organe disparait totalement pendant la nymphose et qu'il est remplacé chez l'adulte par un autre tout différent.

Weissmann et Gonin ont vu l'ancien épithélium rejeté dans la cavité du tube digestif, et se séparant des nouvelles cellules qui le remplacent.

Viallanes ne donne aucun renseignement à ce sujet.

Kowalewsky [85], chez les Muscides, décrit dans son ensemble le renouvellement de l'intestin moyen comme se faisant par des sortes de disques imaginaux. Ceux-ci seraient formés de petites cellules venant s'appliquer de bonne heure autour de l'épithélium larvaire ; ils le repousseraient au moment de la nymphose, le rejetant à l'intérieur du tube digestif et reformeraient à sa place un anneau cylindrique de cellules imaginales. — Par un procédé analogue seraient complétées les deux extrémités de l'intestin (œsophage et rectum), grâce au fonctionnement de deux disques imaginaux

Mais que sont ces disques imaginaux de l'intestin ; quelle est l'origine des cellules qui les composent, comment se fait le remplacement, ce sont autant de points non éclaircis.

Van Rees [89] suppose aux cellules de remplacement une origine mésodermique, mais il ne donne rien de démonstratif comme texte ni comme planches.

Il semble que Rengel [95] qui étudie *Tenebrio molitor*, se rallie à cette opinion, mais sans preuves ; il attribue à la contraction énergique de la couche musculaire péri-intestinale la cause

toute mécanique de la chute de l'ancien épithelium. Il figure, à la base des cellules larvaires, les petites cellules de remplacement (Keimzellenn), et représente les noyaux de ces dernières en division caryocinétique.

Plus récemment [98], Karawaiew a repris cette étude sur *Lasius niger*. Il retrouve les futures cellules de l'adulte qu'il dénomme *imaginalentodermzellen*, cellules imaginales endodermiques. Aux stades jeunes, elles sont encore isolées ou par groupes de deux ou trois à la base des grosses cellules larvaires ; il signale leur ressemblance frappante avec des cellules mésodermiques (leucocytes) situées souvent dans le voisinage immédiat, mais il tient toutefois à leur trouver une origine dans le gros noyau larvaire : il ne les a point vues s'en détacher ; mais, observant à des stades plus jeunes encore de petits fragments chromatophiles inclus dans l'épithélium larvaire, il les assimile aux noyaux des cellules imaginales qui, d'après lui, se seraient séparés auparavant du noyau larvaire ; ces petits noyaux gagneraient la base de la cellule ; ce seraient eux que l'on retrouverait pendant la vie larvaire, logés dans des sortes de cryptes, et qui lors de la nymphose se mettraient à proliférer ; alors, par une sorte de retour offensif, ces petits éléments cellulaires rejetteraient l'épithélium larvaire dégénéré ; ils se rejoindraient ensuite latéralement pour former l'anneau complet de remplacement. Nous discuterons plus loin cette interprétation des faits.

Dans son étude de tissu adipeux, Berlese [99] indique en passant que l'origine des cellules imaginales de l'intestin moyen est, au contraire, dans les leucocytes venus de la cavité du corps et proliférant sous les cellules larvaires ; c'est ce que j'avais décrit dans une note préliminaire [98]. L'auteur italien n'insiste d'ailleurs point sur ce phénomène.

Signalons enfin que de semblables cellules de remplacement ont été décrites dans l'épithelium du tube digestif d'Insectes à métamorphoses incomplètes. Faussek [87] chez *Æschna*, les considérerait comme des nids régénérateurs de formations glandulaires.

Bizzozero [93] a montré que ce sont des régénérations épithéliales. — Sadones [95] et Woïnow [98] les retrouvent chez les Odonates.

§ 2. — Observations personnelles

Chez les larves de Guêpe, de Frelons ou de Polistes, on trouve un épithelium constitué par de volumineuses cellules cubiques ou, plus souvent cylindriques, qui peuvent atteindre 80 ou 100 μ dans leur plus grande dimension. Leur noyau, très volumineux et sensiblement sphérique se colore fortement dans sa masse — le protoplasme se colore beaucoup aussi — et il présente un nombre excessivement grand de granulations encore plus chromatophiles. Un revêtement chitineux limite les plateaux cellulaires de la face qui borde la lumière de l'intestin. Cette production a été particulièrement étudiée par Van Gehuchten [90], et nous en avons parlé déjà à propos de l'hypoderme. Ici encore, ce revêtement est absolument continu, chez les Vespidés comme chez les Abeilles. Sur ces dernières, ainsi que sur les Frelons, nous avons souvent remarqué une disposition particulière de la chitine, déjà signalée ailleurs : ce sont des stries perpendiculaires à la surface libre ; il semble que la chitine soit sillonnée de canalicules courts et nombreux permettant mieux des échanges nutritifs ou excréteurs.

A des stades très jeunes, il n'y a pas encore de cellules de remplacement, si petites qu'elles soient. Le noyau est en parfaite intégrité, absolument au repos, et régulier,

Il existe bien dans le protoplasme diverses inclusions, dont la production est en relation avec la fonction excrétrice reconnue à cet épithélium par les divers auteurs. Ce sont d'abord des granulations réfringentes assez semblables à celles que nous avons vues dans les cellules excrétrices, mais de taille plus petite, et moins nombreuses. Elles sont localisées au-dessous du plateau, dans une zone de protoplasme qui se carmine très fortement quand on colore au picro-carmin.

On peut encore, avec un peu d'attention, et grâce à un fort grossissement, découvrir en d'autres points de la cellule d'autres granulations, de forme, plus anguleuses engénéral, enclavées dans une très petite vacuole (Pl. XX, fig. 14). Elles n'existent que dans un stade très jeune, et disparaissent ensuite sans que l'on constate jamais qu'elles soient en rapport avec le noyau de la cellule, ni qu'elles s'en détachent, et sans pouvoir elles-mêmes, bien qu'elles retiennent assez les colorants, être considérées comme des noyaux.

Eliminations cellulaires. — Dès le début de la vie larvaire, il faut signaler chez la Guêpe une rénovation partielle des cellules épithéliales de l'intestin moyen ; cela se fait par un processus d'élimination de protoplasme qui rappelle un phénomène de sécrétion, et cause une sorte de bipartition de la cellule ; mais les deux parts sont inégales puisque une seule contient le noyau et subsiste comme cellule larvaire, l'autre dégénérant rapidement ; voici comment : Les cellules de l'épithélium, d'abord presque cubiques, s'allongent et se différencient chacune en trois zones ; 1° une partie basilaire, tournée vers l'extérieur, possédant le noyau ; 2° la partie supérieure qui secrète la chitine, et prend plus fortement le carmin, signe de dégénérescence protoplasmique ; 3° une zone moyenne qui se creuse de vacuoles, prend un aspect réticulé et ne contient bientôt plus que très peu de protoplasme. Cette portion s'étrangle, se pédiculise, et la partie supérieure de la cellule, sorte de globule protoplasmique, est rejetée à l'intérieur du tube digestif (Pl. XX, fig. 15 et 16).

La partie basilaire, avec le noyau, se limite nettement vers l'intérieur de l'intestin, se réorganise en cellule cubique en renfermant un plateau qui sécrète de la chitine. Celle-ci, dont l'épaisseur croît constamment sera, de temps à autre, partiellement rejetée par des mues. De ce fait, des sortes de feuillets chitineux s'isolent par délamination, plus ou moins concentriquement (Pl. XX, fig. 21 et 22) et constituent le sac qui contient les aliments ingérés par la larve (*sac noir*).

Chez l'Abeille, la chitine s'accumule en épaisseur plus grande et plus homogène, sans clivages. Le contenu intestinal est surtout composé du miel dont sont nourries les larves : il n'y a donc pas de sac noir.

Les cellules de l'épithélium intestinal de l'Abeille sont plus cubiques, ou même surbaissées ; leur protoplasme semble plus dense, plus homogène, et il prend fortement les colorants.

Arrivée des cellules de remplacement. — Décrivons d'abord ce phénomène chez les Abeilles, où il est particulièrement démonstratif.

A un stade très jeune, lorsque les larves n'ont environ que $5^{m}/_{m}$ de longueur, il n'y a pas encore de cellules de remplacement ; toutefois, dans le voisinage du mince revêtement musculaire péri-intestinal —

il est plus développé chez la Guêpe —, on retrouve assez souvent des cellules embryonnaires absolument semblables aux autres leucocytes qui sont tous à ce moment de petite taille (6 ou 7 μ environ). On en voit également entre le muscle circulaire et la base des cellules : le passage leur est facile, car le revêtement musculaire ne forme jamais qu'un réseau quadrillé à mailles lâches autour de l'épithélium.

Un peu plus tard, on trouve, mais en petit nombre, quelques-unes de ces cellules embryonnaires engagées *entre* deux cellules de l'épithélium intestinal. La cellule ainsi interposée est encore parfaitement reconnaissable, et rien ne la fait distinguer des petites cellules que l'on voit encore à ce stade, à l'extérieur de l'épithélium. Elle s'est insinuée entre deux grandes cellules à l'endroit même où nous allons bientôt voir les cellules de remplacement proprement dites, qui en dérivent directement.

Que l'on pratique des coupes sur une larve à peine plus âgée — l'aspect extérieur peut être le même, ce qui prouve combien le phénomène est rapide, — et ce sera entre toutes, ou presque toutes les cellules larvaires que les cellules embryonnaires auront pénétré. Déjà elles ont commencé à se diviser et à former des îlots de *cellules de remplacement* ; elles ne sont encore qu'en petit nombre, deux ou trois au plus par ilôt.

Remarquons que chez l'Abeille, ces îlots sont logés *entre* les cellules larvaires ; ils y prennent la forme de coins triangulaires, dont l'angle est tourné vers l'intérieur du tube digestif. Après une courte phase de prolifération dont nous avons parlé, les petits noyaux rentrent dans une période de repos qui durera pendant toute la vie larvaire.

Ajoutons toutefois que certaines cellules larvaires possèdent au milieu de leur base un ou même deux ilôts de cellules de remplacements, qui s'y logent comme dans une échancrure, tandis qu'il s'en trouve d'autres sur leurs faces latérales.

En un mot, il n'y a pas forcément un groupe de remplacement par cellule ou par intervalle cellulaire, mais tantôt plus, tantôt moins ; on ne peut constater qu'une irrégularite absolue.

Nous avons préféré décrire d'abord ce qui se passe chez l'Abeille, car la disposition intercellulaire des îlots de remplacement met en évidence qu'ils ne proviennent point des cellules larvaires : ce que vient confirmer l'irrégularité signalée ci-dessus. Enfin nous y avons

retrouvé tous les intermédiaires, quelque fugitifs que soient certains stades de début.

Les choses sont assez semblables chez la Guêpe, sauf que les cellules de remplacement se mettent le plus souvent dans les cellules épithéliales elles-mêmes, ce qui était ailleurs l'exception. Les îlots qu'elles constituent bientôt ont la forme d'un demi-cercle à convexité tournée vers la cellule où ils pénètrent; ils en sont du reste séparés par un petit intervalle en forme de croissant que la fixation des tissus a peut-être un peu augmenté, mais qui témoigne de l'indépendance, au moins à ce stade, entre les cellules larvaires et celles de remplacement.

Jamais l'îlot de remplacement, même lorsqu'il n'a qu'une ou deux cellules, n'est complètement englobé dans la cellule larvaire : sa forme est toujours un demi-cercle, dont le diamètre est exactement sur le prolongement de la base des grandes cellules.

Comme pour l'Abeille, notons ici l'absence de toute régularité dans leur répartition. Si, chez la Guêpe, les cellules de remplacement se sont engagées dans leur territoire cellulaire, cela semble tenir à ce que le protoplasme, moins dense, moins homogène, leur offrait une moindre résistance.

Suivant l'âge de la larve, ces îlots contiennent de deux à six ou huit cellules, mais malgré cela, ils restent peu volumineux pendant toute la vie larvaire, localisés à la base des grandes cellules, et séparés d'elles par un petit intervalle.

Vu la petitesse de ces éléments, nous n'avons pu déterminer si leur division se faisait par caryocinèse ; rappelons que d'après VAN REES, il en est probablement ainsi.

Histolyse de l'ancien épithélium. — Voyons maintenant ce qui se passe au moment de la nymphose, en particulier chez la Guêpe, où j'ai pu suivre tous les stades (Pl. XX).

Au moment où la larve file son opercule et devient une pronymphe, le sac noir est rejeté avec toute la chitine dont il ne reste plus que quelques traces. Une contraction de l'intestin commence à se produire et diminue son diamètre, si considérable pendant les stades larvaires. Une sorte de clivage arrondi a séparé la chitine de la cellule, lors de la dernière mue, et change la forme de plateau en celle de dôme tourné vers l'axe du corps.

Mais cet aspect est de courte durée : bientôt les cellules de l'épithélium larvaire s'étirent en massue ; le calibre du tube digestif diminue encore, cette dernière cause s'ajoutant à celle de sa contraction.

L'extrémité en massue, dans laquelle s'est avancé le noyau, prend les colorants avec plus d'intensité : le picro-carmin donne une différenciation nette, en rose pour la partie supérieure, en jaune pour la partie basilaire. La cellule est devenue quatre ou cinq fois plus longue que large.

Le noyau lui aussi se déforme et s'étire, puis ses contours s'effacent, et sa coloration foncée se confond avec celle du protoplasme qui l'entoure ; par une sorte de chromatolyse il semble s'y dissoudre. Ces cellules sont en complète regression, en *cytolyse*.

Que se passe-t-il pendant ce temps à l'autre pôle de ces cellules ? Les îlots de remplacement ont activement proliféré, s'allongeant dans le sens radial, et ils se sont mis en contact direct avec les cellules larvaires, dont le territoire est envahi à sa base par de petits noyaux devenus très nombreux. Pour peindre la chose par une image individualiste, il semble qu'ils poursuivent la cellule larvaire et que celle-ci, avec son noyau, cherche à leur échapper. Les éléments de remplacement se nourrissent et s'accroissent aux dépens des cellules où ils pénètrent et vivent, pour ainsi dire, sur un territoire envahi et conquis.

Bientôt, par suite de leur extension qui se produit, non seulement vers l'axe du tube digestif, mais aussi latéralement, les îlots de remplacement se rejoignent et se fusionnent en un véritable anneau continu qui forme le tissu embryonnaire de l'épithélium définitif.

A ce moment, la partie renflée de la cellule larvaire qui ne tient encore à sa base que par un pédicule très étiré et considérablement aminci s'en détache complètement ; elle est rejetée dans le tube digestif ; la ligne de séparation, bien visible sur les figures 27 et 28 de la Pl. XX, s'accuse nettement sur les coupes au picro-carmin ; la partie centrale, modifiée et éliminée, prend le carmin ; la partie périphérique et qui sert en substance à la reconstitution du tissu imaginal, reste colorée en jaune.

Les figures de ce processus ne sont pas, au moins en apparence, sans quelque analogie, avec celles des éliminations cellulaires qui se passent à un stade larvaire très jeune ; le phénomène est essentiellement différent puisque, cette fois, le noyau est rejeté, et s'il

subsiste quelque chose, c'est du protoplasme assimilé par les cellules de remplacement.

Voilà un exemple évident d'éléments cellulaires qui en digèrent d'autres. En effet, l'incorporation d'un protoplasme à un autre protoplasme, ne peut se faire que s'il est rendu assimilable par un ferment secrété par ce dernier. Nous trouvons là un cas typique de digestion extra-cellulaire ou de lyocytose. Les petites cellules de remplacement n'englobent rien, ce ne sont point des phagocytes; leur situation même, au début pourrait faire penser qu'elles seront phagocytées par les grandes ; ce sont elles, au contraire, qui dissolvent les cellules larvaires par leurs ferments; ce sont des lyocytes tels que nous les avons définis.

Histogénèse de l'épithélium définitif. — Pendant tout le temps de la prolifération des cellules de remplacement, on ne peut leur distinguer ni contours, ni structure nucléaire. A mesure que se forme l'intestin moyen, celui-ci se replie sur lui-même, s'allonge, tandis que les nombreux noyaux imaginaux se disposent de plus en plus régulièrement, sur une épaisseur moindre. Bientôt, sur le fond coloré du noyau, on perçoit des points plus chromatiques ; cette organisation nucléaire définitive ne se passe pas simultanément d'un bout à l'autre de l'intestin ; elle est un peu plus précoce à la partie antérieure, et, sur une même série de coupes transversales, on trouve la transition de l'un à l'autre. (Pl. XX, fig. 30 et 31).

Peu à peu, les territoires cellulaires se délimitent nettement, et la structure définitive achève de se réaliser.

Pendant ce temps, l'œsophage s'est beaucoup allongé, jusque dans l'abdomen où il forme un jabot volumineux (Pl. I, fig. 4); ce n'est qu'après lui que commence l'intestin moyen correspondant à l'organe larvaire beaucoup plus étendu, dont nous venons de décrire la métamorphose.

Les observations sur les Frelons et les Polistes conduisent aux mêmes résultats; sur l'Abeille également, à de très légères différences de formes près, et peut-être avec une précocité plus grande du remplacement.

§ 3. — Comparaison critique.

Nous n'insisterons pas sur les auteurs antérieurs à Karawaiew, et qui n'ont pas été affirmatifs sur l'origine des cellules de remplacement. Le nom de disque ou d'anneaux imaginaux qu'on leur a donné, ne peut que prêter à confusion en rappelant des productions hypodermiques avec lesquelles elles n'ont rien de commun.

Nos observations concordent suffisamment avec celles de Karawaiew — quoique portant sur des types différents d'Hyménoptères, pour que nous puissions en établir le parallèle.

Cet auteur a vu l'analogie profonde des cellules embryonnaires (ou mésodermiques) avec les cellules de remplacement, et il insiste sur ce point. Pourquoi avoir donné les meilleurs arguments en faveur de leur identification, tranche-t-il la question par la négative ? C'est pour une raison théorique de feuillets embryonnaires. Aussi, réservons-nous cette discussion pour la deuxième partie de ce travail.

Mais cela l'oblige à chercher ailleurs une origine aux cellules de remplacement ; il trouve alors dans les cellules larvaires de petits points très difficiles à voir, comme il le reconnaît, et qui nous semblent identiques aux excreta décrits plus haut ; et il en fait dériver l'épithélium définitif. Mais, 1°) ce ne sont pas des éléments nucléaires ; 2°) Jamais on ne les voit se détacher du noyau ; 3°) Jamais ils ne deviennent périphériques et ne se portent aux points occupés ultérieurement par les cellules de remplacement ; 4°) Si les cellules de remplacement naissaient des cellules larvaires, leur disposition aurait quelque régularité par rapport à celles-ci, et nous avons vu qu'il n'en était rien ; 5°) Dans l'explication que donne Karawaiew, on ne pourrait concevoir comment des cellules filles, viendraient s'intercaler entre les autres, et cela sans parler de la bizarrerie d'un mouvement de va-et-vient, de cette fausse sortie suivie d'un retour offensif au moment de la nymphose.

Je regrette que les lithographies très soignées qui accompagnent le mémoire de Karawaiew ne montrent pas mieux les limites cellulaires dans l'épithélium larvaire, ce qui rend un peu vagues la localisation des cellules de remplacement et leur action ultérieure.

Il nous semble également que les divers auteurs n'ont pas suffisamment insisté sur les phénomènes de digestion cellulaire qui accompagnent cette rénovation épithéliale.

CHAPITRE VI

Etude de l'épithélium de l'intestin antérieur et de l'intestin postérieur.

§ 1. — Historique.

Nous avons déjà mentionné comment Kowalewsky [85] en explique le renouvellement par deux anneaux imaginaux.

Karavaiew [98] décrit la rénovation de tout l'œsophage et de la partie antérieure de l'intestin moyen, ou proventricule, sans le moyen de cellules imaginales, mais par une simple prolifération cellulaire de la partie postérieure de l'œsophage ; de la sorte, les anciennes cellules du proventricule sont rejetées dans la lumière du tube digestif ; la communication un instant interrompue entre l'œsophage et l'intestin se trouve rétablie.

Pour l'intestin postérieur, dans ses trois régions (*dünndarm, dickdarm, rectum*), le même auteur figure des cellules imaginales lamellaires formant anneau, ou venant s'intercaler entre les cellules larvaires, mais ses explications à leur sujet sont moins nettes qu'à propos de l'œsophage.

2. Observations personnelles et comparaison.

Disons de suite que nos observations sur l'œsophage concordent avec les descriptions de Karavaïew. Le proventricule est cette portion antérieure de l'intestin moyen formant un recessus par suite de l'invagination que vient y faire l'intestin antérieur. Les cellules du proventricule ne contiennent pas de cellules de remplacement ; elles sont plus grêles que celles du reste de l'intestin moyen, et serrées les unes contre les autres.

On nomme *valvule pylorique* ou *œsophagienne* la portion de l'intestin antérieur qui s'avance dans la cavité du proventricule (Pl.

XIX, fig. 1 et 6). Cette disposition rend impossible le retour en arrière du contenu intestinal et n'est pas sans analogie avec la valvule iléo-cœcale des Mammifères.

C'est du proventricule que part la membrane chitineuse sécrétée par tout l'intestin moyen et qui entoure le sac noir, empêchant le contact des corps chitineux et durs avec les cellules elles-mêmes : elle correspond à la *membrane péritrophique* des auteurs. La même disposition se retrouve chez la Guêpe et chez l'Abeille.

Lors de la nymphose il y a contraction de l'œsophage comme du reste du tube digestif, et les cellules de sa partie postérieure, au voisinage du point où cet organe rejoint l'intestin moyen, se mettent à proliférer : il en résulte que la lumière du tube digestif est oblitérée. Mais cette zone de prolifération gagne vers la partie postérieure et repousse les cellules du proventricule, qui sont chassées devant elles, comme celles du reste de l'intestin moyen le sont devant les cellules de remplacement. Finalement, elles sont rejetées à l'intérieur du canal : la communication se rétablit rapidement et la jonction se fait sans qu'il y ait un instant interruption entre les cellules de l'intestin antérieur en prolifération et les cellules de remplacement de l'intestin moyen. La ressemblance est assez grande entre ces diverses cellules embryonnaires.

La prolifération a donc pour lieu d'origine l'endroit où KOWALEWSKY place un anneau imaginal chez les Muscides ; mais remarquons que cette prolifération s'étend en arrière tout aussi bien qu'en avant, ce qui cause l'allongement progressif et considérable de l'œsophage, en sorte que chez l'adulte, et déjà chez une nymphe âgée, il s'avance dans l'abdomen où il se renfle en un *jabot*, que les auteurs anglais appellent, chez l'Abeille "*honey sac-stopper*", "*stomach mouth*", *ou* "*calyx bell*". Les figures 4 et 13 de la Pl. I montrent qu'à la fin de la nymphose, chez la Guêpe, son épithélium interne se replie en longues villosités à double paroi, donnant à cet organe un aspect très particulier. C'est là que vient s'aboucher l'intestin moyen.

En s'étendant à travers tout le thorax la paroi de l'œsophage a diminué d'épaisseur et s'est peu à peu régularisée.

Mais, en même temps, la zône de prolifération a gagné vers la partie antérieure, s'étendant à la place même de l'épithelium larvaire ; le processus est très comparable à ce que nous avons décrit pour le remplacement de l'hypoderme. On ne peut pas dire que le nouvel

épithélium s'avance sous l'ancien, ni sur lui : il l'envahit et l'englobe. Les éléments larvaires prennent part de proche en proche à la prolifération ; cela est fort probable, au moins pour la plupart d'entre eux : ceux pour lesquels il n'en serait pas ainsi dégénéreraient forcément, digérés par le tissu jeune qui se forme autour d'eux : toujours est-il que bientôt on n'en retrouve plus la trace. Il est d'ailleurs impossible de tracer une limite exacte entre la zone renouvelée et celle qui ne l'est pas encore : la transition se fait insensiblement.

Comme la prolifération se propage d'arrière en avant à partir du point d'origine, les coupes longitudinales, au stade de nymphe jeune montrent que l'épaisseur du tissu épithélial et le nombre des noyaux vont en diminuant d'arrière en avant, avec tous les passages entre l'épithélium renouvelé et l'épithélium larvaire. C'est ce que montrent très bien les planches de KARAWAIEW.

La même description s'applique à l'intestin postérieur. Ici, la zone de prolifération se forme près du cul-de-sac formé par l'intestin moyen : la jonction n'est pas opérée chez la larve, mais, dès le début de la nymphose, les cellules du fond de l'intestin moyen qui n'ont pas à leur base de cellules de remplacement, sont repoussées devant les cellules embryonnaires comme le sont celles du proventricule, et la communication entre les deux régions de l'intestin se rétablit.

Le zone d'activité régénératrice de l'épithélium intestinal postérieur est précisément celle où naissent, à ce moment même et à leurs dépens, les nouveaux tubes de Malpighi. Les embouchures des anciens tubes de Malpighi sont obturées par l'envahissement du tissu embryonnaire, et dés lors, ils rentrent en régression.

La prolifération se transmet de proche en proche, et l'on peut ici, plus nettement que pour l'œsophage, retrouver une limite de séparation entre la région renouvelée et celle qui ne l'est pas encore (Pl. XIX, fig. 10 et 11). Mais cette propagation d'activité régénératrice ne se fait pas absolument avec la même vitesse suivant les différentes génératrices ; aussi des coupes transversales montreront de place en place des cellules à aspect imaginal intercalées entre d'autres encore larvaires : suivant la hauteur à laquelle a été faite la coupe, les néoformations se rejoindront plus ou moins en anneau ce qui explique les aspects figurés par KARAWAIEW.

Ultérieurement, tout l'épithélium étant renouvelé par prolifération cellulaire, jusqu'à l'anus, le rectum s'allonge et se renfle, il s'incurve,

puis son épithelium se replie pour former six glandes rectales à hautes cellules cylindriques et régulières, disposées en plaques allongées.

En résumé l'intestin postérieur se régénère par le même processus que l'œsophage, de lui-même et sans intervention d'éléments étrangers, comme l'hypoderme lui-même, par une simple prolifération cellulaire.

CHAPITRE VII

Etude des muscles.

Historique.

Weissmann croyait que tous les muscles, ainsi que tous les éléments larvaires disparaissaient et se résolvaient en boules à noyaux.

Viallanes pensait que l'histolyse des muscles pouvait s'effectuer de deux manières différentes : 1°) par prolifération du noyau donnant naissance à des granules qui envahissent la masse contractile, s'en nourrissent jusqu'à ce qu'elle disparaisse ; ils sont alors mis en liberté dans la cavité du corps (ces granules sont probablement les Körnchenkugeln de Kowalewsky) ; 2°) par dégénérescence et mort des noyaux qui se vident tandis que la substance contractile disparaît, envahie par les "granules". Ceux-ci pourraient devenir dans certains cas les noyaux de cellules véritables : ils doivent se multiplier ; Viallanes pense qu'ils ne viennent pas d'éléments étrangers aux faisceaux, mais des faisceaux eux-mêmes.

Kowalewsky [85] montre, sur les Muscides, que les leucocytes pénètrent dans la substance contractile, la découpent en fragments de plus en plus petits, lesquels, entourés, sont peu à peu digérés ; mais auparavant les leucocytes, remis en liberté dans le sang, forment les Körnchenkugeln.

S. Mayer, de Prague [86] crée le terme de *sarcolyte*. Ce sont des fragments de muscles désagrégés en dehors de toute action leucocytaire. Les phagocytes interviendraient après coup pour les englober.

Van Rees [89] confirme les observations de Kowalewsky, il remarque l'inégale grosseur des corpuscules du sang venant attaquer le muscle et observe que le processus est plus rapide lorsque la température est plus élevée.

D'autre part, Bataillon admet que les muscles de la queue du

tétard des Batraciens dégénèrent avant l'arrivée des phagocytes qui ne joueraient qu'un rôle accessoire.

Sur les mêmes matériaux, METSCHNIKOFF montre au contraire par des préparations que nous avons vues et qui nous ont paru très démonstratives, que l'invasion phagocytaire se produit lorsque le muscle conserve encore ses caractères histologiques avec sa striation, Mais ici, les phagocytes dériveraient du noyau musculaire lui-même : il y aurait autophagocytose.

En 1892, KOROTNEFF [92], étudiant un type à métamorphoses moins rapides que les Muscides, décrit chez *Tinea* une destruction musculaire sans aucune intervention de leucocytes : les noyaux du muscle prolifèrent, produisant sur le côté du muscle un amas qui s'en isole peu à peu complètement. Ce sont ces amas, ou cordons (*Kernstrang*), qui régénèrent de nouveaux muscles. La partie contractile, affaiblie, dégénère chimiquement ; la partie cellulaire vivante et non différenciée (*Muskelzelle*), qui comprend le noyau et le protoplasme, a un rôle de reconstruction. Les figures accompagnant sa description sont très insuffisantes.

Remarquons en passant que cet auteur parle de Körnchenkugeln, mais qu'entend-il par là puisqu'il ne reconnaît pas aux leucocytes de rôle phagocytaire ?

DE BRUYNES [98] reprend l'étude de *Musca Vomitoria* ; contrairement à KOWALEWSKY, il estime que la dégénérescence du muscle a déjà commencé lorsqu'arrivent les leucocytes ; cette dégénérescence est causée par son inactivité et ses modifications chimiques ; elle se traduit par la perte de la striation et sa fragmentation.

Le muscle destiné à dégénérer, dit-il, porte en lui-même la cause de sa destruction. Toutefois il ne pense pas que l'intervention des phagocytes soit nécessairement toujours aussi tardive ; ils ont un rôle important pour enlever les déchets musculaires et les véhiculer aux divers points où ils seront utilisés pour la nourriture des tissus. — DE BRUYNES attribue aussi une action phagocytaire sur les muscles à des cellules adipeuses (myoclastes) dont nous avons déjà parlé.

Le même auteur arrive, sur *Bombyx Mori*, aux mêmes résultats généraux ; toutefois il admet que le sarcoplasme acquiert des propriétés phagocytaires ; les phagocytes n'interviendraient qu'après dégénérescence graisseuse des fragments musculaires.

RENGEL [96] pense que la destruction des muscles de *Tenebrio*,

peut se faire de deux façons : ou bien par intervention de phagocytes qui les découpent en morceaux, ou bien aussi par régression chimique, comme c'est le cas des muscles intestinaux qui dégénèrent sur place.

Avec KARAWAIEW [98] nous retrouvons une explication analogue à celle de KOROTNEFF, cet auteur n'ayant pas vu de phagocytose chez *Lasius niger*. Mais KARAWAIEW donne une description détaillée qui mérite d'être signalée, d'autant plus que ses planches offrent bien des ressemblances avec les nôtres : leur interprétation seule diffère totalement.

Il reconnaît, dans le voisinage des faisceaux musculaires la présence de cellules de mésenchyme (leucocytes) toujours nombreuses : elles s'appliquent *souvent* sur le muscle. Il voit des éléments cellulaires très semblables engagés dans le muscle lui-même, à sa périphérie : toutes ces circonstances font penser que ce sont des cellules mésodermiques, logées dans le muscle. Cependant, considérant que ces petites cellules vont servir, suivant lui, de point de départ à la régénération du muscle, il renonce à cette première explication. Il reconnaît toutefois que les myoblastes larvaires sont, eux aussi, des éléments mésodermiques ; malgré cela, il recherche une autre origine aux petites cellules en question. Sur d'autres points de ses préparations, il trouve des noyaux engagés dans le sarcoplasme lui-même, et, pensant que cela correspond à un stade moins avancé, il estime qu'ils dérivent du noyau larvaire (il n'a pas observé le fait), puis qu'ils s'en éloignent et vont se loger à la périphérie de la cellule, en grossissant (?) faiblement. Cela se passe, dit-il, à un stade où l'on ne peut guère songer déjà à un phénomène de métamorphose.

Dans la suite, ces noyaux pénètrent à nouveau dans la substance contractile du muscle larvaire, la découpent en ilots, tandis que les anciens noyaux larvaires dégénèrent. Sur la surface du faisceau musculaire en voie de reconstitution sont de nombreuses cellules mésodermiques (leucocytes) dont il ignore la signification : dans bien des cas, ajoute-t-il, il est très difficile de distinguer ce qui revient aux petits myoblastes imaginaux, d'origine musculaire suivant lui, et aux cellules migratrices du mésoderme.

Nous retrouvons là un système d'interprétation assez semblable à celui que cet auteur a donné au sujet de l'épithélium de l'intestin

moyen. Nous le discuterons plus loin, ce travail ayant particulièrement attiré l'attention dans ces derniers temps.

L'exposé du travail de KARAWAIEW nous a amené à parler de l'histogénèse des nouveaux muscles.

Les auteurs donnent généralement assez peu de renseignements sur ce sujet.

Pour les muscles de nouvelle formation, tels que ceux des pattes, WEISSMANN, GANIN, KÜNCKEL D'HERCULAIS et tout récemment KARAWAIEW, reconnaissent leur origine dans les myoblastes mésodermiques de forme plus ou moins allongée. (WEISSMANN les faisait provenir eux-mêmes des disques inaginaux.)

GANIN attribue à des cellules migratrices la formation des muscles du tube digestif.

Plus récemment, au sujet des mêmes muscles, RENGEL pense qu'un grand nombre de cellules musculaire larvaires subsistent pour régénérer la nouvelle couche musculaire.

C'est une interprétation analogue à laquelle arrive VAN REES [89] au sujet des muscles thoraciques de la Mouche. Ces muscles rentrent en histylose, entourés et pénétrés par de nombreuses cellules du mésenchyme (leucocytes).

Parmi les masses ainsi découpées, il en est 3 paires qui subsistent et se divisent en plusieurs faisceaux (*Plasmastränge*) pour former les muscles de l'Insecte. Leurs noyaux larvaires sont conservés, mais de périphériques, ils gagnent la profondeur. Il a observé dans leur voisinage deux petits noyaux, tout d'abord, qui proviennent de la division même du noyau musculaire de la larve.

Bientôt les noyaux musculaires se sont considérablement divisés (in starkem Grade getheilt), et le résultat de ces fragmentations musculaires (*Kerntheilung*) sont des rangées de petits noyaux minces et filiformes (*zarten fädchenartige Kernreihen*), serrés les uns contre les autres et ne paraissant pas séparés par du protoplasme.

Les planches correspondant à cette description si précise ne permettent guère de suivre les faits indiqués.

DE BRUYNES [98] pense également que les muscles définitifs dérivent de ceux de la larve.

Dans le travail de BERLESE [96], la figure 34 de la Planche III montre de petits noyaux imaginaux d'un muscle dans le voisinage d'un gros noyau larvaire qui en serait l'origine.

Nous avons vu que KOROTNEF et KARAWAIEW considèrent également tous les muscles de l'adulte comme des remaniements de l'ancienne substance contractile, mais par des processus qui ne rappellent en rien ceux décrits par VAN REES.

Enfin, tout récemment, TERRE [99] signale chez l'Abeille, à côté de gros noyaux larvaires, de petits noyaux dont il ignore l'origine : ils se développeraient aux dépens du muscle larvaire pour constituer des myoblastes imaginaux : le muscle ancien se disloque, s'émiette sans qu'il ait vu de phagocytose, ni par suite de Körnchenkugeln ; il pense pouvoir confirmer les observations de KARAWAIEW.

§ 2. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.

La musculature d'une larve de Guêpe (ou d'Abeille) est assez simple et peut être répartie suivant trois groupes principaux.

1° Les muscles longitudinaux dorsaux, en deux couches dont l'une est assez superficielle, l'autre située immédiatement en dessous, toutes deux d'ailleurs au-dessus du septum péricardique qu'elles recouvrent en prenant sa forme de surface hémi-cylindrique. Ces muscles ont des insertions à chaque segment et servent aux mouvements d'extension.

2° Les muscles longitudinaux ventraux, faisant pendant aux précédents, et qui sont fléchisseurs.

3° Les muscles obliques dont les fibres sont dirigées dans un plan perpendiculaire à l'axe du corps, se dirigeant obliquement en bas et en dedans vers la région ventrale : ils servent à la respiration.

— Il faut joindre aux muscles précédents :

a) Les muscles péri-intestinaux en deux couches, la circulaire interne, la longitudinale externe.

b) Les muscles spéciaux à l'œsophage larvaire disposés de manière à produire des mouvements d'aspiration.

c) Ceux du rectum, constituant un sphincter à la jonction de la première partie de l'intestin postérieur avec l'intestin moyen. Ce sphincter rectal, peu developpé chez la larve, acquiert sa plus grande importance au commencement de la nymphose, lorsqu'il sert à l'expulsion du sac noir.

Nous ne donnons ici que les notions anatomiques nécessaires pour l'intelligence des faits histologiques dont la description suivra.

Les modifications du système musculaire porteront sur sa disposition anatomique et sur sa structure histologique.

Dès à présent, disons qu'aucun muscle larvaire, aucune fibre, aucun noyau, s'ils doivent subsister, ne subsistent tels quels. L'élément définitif, même s'il provient de l'élément larvaire, en diffère absolument d'aspect.

La fibre musculaire chez les larves est volumineuse, formée de plusieurs fibrilles bien nettes, avec une striation très visible : elle l'est moins sur certains muscles tels que les longitudinaux de l'intestin ; néanmoins, dans certains cas, j'ai pu la voir sur ces derniers. Le noyau lui-même est volumineux, son diamètre égale presque celui de la fibre ; il est situé dans une couche de sarcoplasme que l'on suit sur la périphérie de la fibre, et l'accompagne en l'entourant quand il fait une sorte de hernie sur le côté de cette fibre.

Les éléments du muscle définitif sont toujours de taille beaucoup moindre.

Pour plus de clarté dans l'exposition des faits, nous devrons étudier l'histolyse et l'histogénèse dans plusieurs groupes de muscles.

A) Les muscles larvaires qui disparaissent totalement comme ceux du pharynx ou de la partie antérieure du thorax, de la partie postérieure de l'abdomen, du sphincter rectal et aussi les muscles transverses.

B) Les muscles qui rentrent en histolyse et sont remplacés par des muscles définitifs très différents comme aspect et comme disposition générale (thorax, intestin).

C) Les muscles qui persistent pendant la nymphose jusqu'à l'état d'adulte, et ne sont le siège que de modifications moins considérables (abdomen).

Ces deux dernières divisions sont forcément quelque peu artificielles puisque tous les intermédiaires peuvent se présenter ; mais elles facilitent la description.

Il faut mettre à part les muscles de l'adulte se développant indépendamment de tout muscle larvaire, et qui sont formés par des myoblastes spéciaux (appendices céphaliques et thoraciques).

A. Muscles du premier groupe.

Prenons comme premier exemple le sphincter rectal peu après l'expulsion du sac noir : il ne tarde pas à entrer en régression.

Il est encore parfaitement strié (Pl. XXI, fig. 35) ; mais parmi ses noyaux, tandis que les uns ont gardé la forme et la dimension normales, d'autres ont pris un aspect très particulier : ils semblent hypertrophiés ; en réalité, c'est le sarcoplasme qui a augmenté de volume ; eux, au contraire, ont notablement diminué, comme si la chromatine s'était dissoute et diffusée dans le protoplasme environnant qui retient en effet très fortement l'hématéine.

La petite masse ainsi constituée tend à s'isoler du reste de la fibre, en se pédiculisant ; il semble que le protoplasme entraîne avec lui un peu de la substance contractile, car la striation est visible jusque sur le noyau, après qu'il s'est éloigné de la fibre. Que la séparation soit réellement complète par elle-même, ou achevée du fait de la coupe, peu importe : nous notons seulement ici le fait d'une dégénérescence nucléaire.

D'autres noyaux se fragmentent en masses chromatiques irrégulières, visibles sur le côté des fibres.

Enfin, l'on découvre parfois, accolés à la fibre, et engagés dans le protoplasme, de petits noyaux qui sont ceux de leucocytes arrivés de bonne heure. Cette invasion précoce ne doit pas nous surprendre, car nous en avons constaté une plus précoce encore chez la larve d'Abeille (Pl. XXI, fig. 44), à un stade où la métamorphose n'est pas encore commencée. Aussi ces leucocytes restent-ils inactifs, ou plutôt impuissants tant que le muscle est en activité physiologique : ils n'auront de rôle destructeur qu'à partir du moment de l'immobilité nymphale.

Ayant vu dans certains cas l'arrivée de quelques leucocytes dans le sarcoplasme larvaire, nous croyons pouvoir reconnaître comme noyaux de leucocytes ces petits éléments nucléaires, assez rares du reste, qui sont accolés aux muscles de la larve.

Disons de suite que l'on peut trouver dans ce sarcoplasme, à la même place, d'autres éléments chromatiques provenant du gros noyau larvaire lui-même ; tels sont les fragments nucléaires dégénérés que nous signalions tout à l'heure ; tels encore les

fragments chromatiques dont nous parlerons à propos muscles de l'abdomen.

Sur quoi s'appuyer pour reconnaître histologiquement un noyau de leucocyte d'un fragment nucléaire du muscle larvaire. Sur l'état des noyaux musculaires avoisinants, en bon état, ou brisés, ainsi que sur la forme et les dimensions de la particule chromatique examinée. Si, dans certains cas, il peut y avoir doute, des exemples plus nets permettent d'affirmer que : 1°) Le noyau d'un muscle en histolyse peut se fragmenter et se résoudre en débris logés dans le sarcoplasme ; 2°) Dans le sarcoplasme d'un muscle en histolyse, ou même paraissant en bon état à l'examen histologique, des leucocytes peuvent venir s'insinuer, comme pour digérer la substance musculaire, mais ils restent sans action visible pendant la vie larvaire.

Nous trouverons de ce ceci un exemple démonstratif dans les muscles de la région tout à fait postérieure de l'abdomen, ceux que la fig. 2 de la Pl. XIX rencontre en coupe tranversale. Examinés à un fort grossissement (Pl. XXI, fig. 45 ou 46), ils nous montrent le sarcoplasme hypertrophié qui tend à entourer la substance contactile, ou myoplasme. On distingue encore les noyaux, plus ou moins intacts, suivant les cas, ou bien, au contraire, framentés et en pleine dégénérescence. Notons en passant que, sur ces coupes transversales, le protoplasme semble devoir phagocyter son propre myoplasme : ce serait quelque chose d'analogue à ce que DE BRUYNFS a décrit comme sarcoclastes. Toutefois ce n'est, ici du moins, qu'une simple apparence ; la vraie digestion va s'exercer par le fait des leucocytes accourus en très grand nombre dans cette région du corps.

Les leucocytes sont à ce moment, comme nous le savons déja, de tailles différentes. Ce sont les petits, en forme de fuseau, qui pénètrent dans le muscle ; ils s'insinuent d'abord dans le sarcoplasme, se logeant le plus souvent à sa périphérie. Le contour de leur protoplasme est parfois assez difficile à distinguer du sarcoplasme qu'ils envahissent : toutefois, je l'ai souvent perçu par une légère différence de coloration, et, alors, le contour observé concordait exactement en forme et en dimension avec celui d'un petit leucocyte.

Sur des coupes longitudinales on peut, mieux encore, saisir le point d'élection par où rentrent les leucocytes (Pl. XXII, fig. 49) : c'est à l'angle rentrant formé par le sarcoplasme hypertrophié lorsqu'il cesse de suivre le contour nucléaire pour longer la fibre :

on se rend compte aisément que c'est là un point de moindre résistance. Nous avons souvent rencontré tous les intermédiaires entre le leucocyte à l'extérieur, et le leucocyte à l'intérieur du sarcoplasme. Parfois, on voit le leucocyte pénétrer dans le gros noyau larvaire lui-même.

Dès qu'un leucocyte a pénétré, d'autres le suivent : ils se mettent souvent en chapelet. Peut-être se divisent-ils, car leur nombre augmente rapidement. Toutefois, je n'ai jamais rencontré de cas me permettant de l'affirmer. Comme le montrent les figures des planches XXI et XXII, on voit qu'ils restent souvent à la périphérie du sarcoplasme, ou bien qu'ils forment des nids dans les angles rentrants. Déjà, certainement, ils se nourissent aux dépens de la substance protoplasmique du muscle sans rien englober. Ils sont des lyocytes à digestion extra-cellulaire plutôt que des phagocytes.

Leur nombre augmente bientôt considérablement et ils envahissent tout le sarcoplasme. Sur des coupes longitudinales, évidemment plus favorables à cette étude, on voit les leucocytes s'avancer dans le sarcoplasme, en files longitudinales, formant des coins allongés entre les fibrilles qu'ils séparent, suivant les lignes de moindre résistance (1).

Cette action est très rapide, car souvent une même fibre, intacte à l'une de ses extrémités, est envahie à l'autre par les leucocytes. La striation n'a pas forcément disparu lorsque se produit l'envahissement des leucocytes : on a des exemples de l'un et de l'autre cas L'intervention des leucocytes peut donc précéder, ou suivre l'altération *visible* du tissu.

Regardons au même stade une coupe transversale pratiquée, soit sur les muscles postérieurs de l'abdomen, soit sur les muscles de la partie antérieure du thorax ; elle nous montrera (Pl. XXI, fig. 46 et 47) comment les leucocytes découpent la masse de la fibre en tous sens, la pénètrent, et finalement, entourent ses fragments. Plusieurs d'entre eux se réunissent le plus souvent pour englober un seul débris de la substance contractile et la digérer. De la sorte, ils constituent un grand phagocyte.

Finalement, les masses musculaires larvaires ne sont plus représentées que par des amas bourrés des leucocytes, répartis sous l'hypo-

(1) J. Anglas. *C. Rendus. Soc. Biologie.* 25 Nov. 1899.

derme, à la place des muscles détruits. Les plages ainsi formées diminuent peu à peu d'étendue et disparaissent.

Un seul leucocyte peut-il, à lui seul, englober un fragment musculaire et constituer un phagocyte proprement dit? Cela a certainement lieu chez les Diptères, où il a été décrit des Körchenkugeln; d'autre part, ces formations n'existent point chez les Hyménoptères, ainsi qu'il résulte des observations de Terre, de Perez et des nôtres, d'accord ici avec celles de Karawaiew. Cela signifie qu'il n'y a pas de phagocytes mis en liberté dans le sang, chargés encore de fragments reconnaissables de myoplasme. Il n'est pas impossible cependant que, sur place, un leucocyte entoure un débris musculaire; tout leucocyte, appliqué contre une masse qui lui résiste, tend à s'y appliquer: il se déforme et s'aplatit. Le protoplasme ainsi étalé à la surface d'un organe peut échapper à l'examen, même avec les plus forts grossissements. C'est pourquoi dans le cas présent, il est très difficile d'affirmer que tous les leucocytes agissent comme phagocytes dans cette destruction musculaire; ce que donne l'observation, c'est la fragmentation de la masse contractile coupée et déchiquetée par les leucocytes qui s'étalent à sa surface; de cette sorte, les morceaux des muscles sont entourés et digérés par l'ensemble des leucocytes, cela caractérise suffisamment la phagocytose.

Toutefois, pour ne rien préjuger de l'action particulière de chaque leucocyte, ni trancher la question de savoir si chacun d'eux entoure complètement ou non le fragment musculaire correspondant, nous préférons lui appliquer l'épithète de *lyocyte*; la *lyocytose* commencera dès le moment où l'élément migrateur pénètre dans l'ancien muscle et commence à le digérer par les ferments qu'il secrète; cette digestion se fait sur place.

Les grands leucocytes n'ont jamais pénétré dans l'intérieur du muscle, mais ils semblent avoir exercé eux aussi, leur action digestive. Sur les stades plus avancés, on les retrouve, avec tous les intermédiaires, plus gros et très éosinophiles: on pourrait presque les confondre parfois avec des œnocytes de petite taille (Pl. XXIII, fig. 75). Il n'en n'est rien, on les trouve aux endroits où s'est produite une résorption musculaire comme au voisinage du rectum, ou aux divers segments de l'abdomen. A des stades plus avancés, ils reprennent peu à peu leur aspect de leucocytes normaux, avec de fines vacuoles, puis ils se confondent avec les autres, circulant dans la cavité du corps.

B. — Muscles du second groupe.

Muscles du thorax. — Les muscles du thorax, chez la larve, sont homologues de ceux des segments abdominaux; cependant, comme ils doivent former chez l'adulte les muscles si développés du vol (vibrateurs longitudinaux et vibrateurs transverses), ils subissent un remaniement plus considérable.

Au moment où commence la nymphose, ils sont, comme les muscles dont nous venons de parler, coupés et fragmentés irrégulièrement par les leucocytes, dont il se produit, particulièrement ici, une mobilisation considérable; ces derniers entourent complètement les masses de substance contractile. Sur les bords des fragments on distingue encore les noyaux larvaires.

A un stade ultérieur, les choses changent d'aspect; cette masse de muscle en histolyse se trouve répartie en territoires correspondant aux divers faisceaux musculaires qui en prendront naissance. Ceci se passe au stade correspondant à la fig. 3 de la Pl. XIX.

Dans ces territoires, la disposition s'ordonne rapidement. Les faisceaux de substance contractile qui reste des anciens muscles, dessinent des plages elliptiques que séparent de nombreux leucocytes interposés. Ces diverses plages sont assez régulièrement rangées les unes à côté des autres : elle se détachent en clair sur les coupes colorées : à leur intérieur, toute striation a disparu, depuis les stades précédents.

Au centre de chaque plage, on discerne un noyau. Par son aspect et sa dimension, il ne peut être assimilé qu'aux noyaux larvaires retrouvés précédémment. Cela nous montre que tous ne sont pas rentrés en dégénérescence; car, notons-le en passant, on retrouve, au milieu de la masse en histolyse, des noyaux qui sont détruits ou hâtés dans leur dégénérescence par les leucocytes.

Les noyaux que nous voyons au milieu des plages musculaires ont une grosseur normale, ou un peu inférieure à la moyenne; mais leurs contours sont peu nets, comme si leur membrane était rompue ou dissoute (Pl. XXII, fig. 51).

Un fort grossissement montre, à l'intérieur de ces noyaux larvaires ou dans leur voisinage immédiat de petits bâtonnets de substance chromatique, d'allure véritablement bactériforme, et qui proviennent directement des noyaux. Ils sont sur le noyau correspondant, ou

accolés à lui, quelquefois un peu séparés; d'ailleurs, ils sont tous assez semblables les uns aux autres : leur taille ne dépasse pas 2 ou 3 μ, et ils sont très grêles. Ils nous apparaissent comme provenant d'une sorte de fragmentation du noyau larvaire, après une répartition particulière de la chromatine. Cette fragmentation se fait toute à la fois : le noyau qui la subit diminue et s'efface ; aux stades suivants, il disparaît totalement.

Les éléments chromatiques bactériformes, nés des noyaux musculaires de la larve, vont devenir les noyaux des muscles imaginaux du thorax (1). Nous n'avons pas pu discerner de zone protoplasmique à l'entour de chacun d'eux. Les plages elliptiques où ils ont apparu sont des restes de muscle larvaire, revenu à l'état embryonnaire et constituant des myoblastes imaginaux.

Les noyaux imaginaux ainsi formés constituent une sorte d'essaim au centre même de chacun de ces myoblastes, c'est-à-dire près de leur point d'origine : d'abord peu nombreux, de six à dix, ils se multiplient et augmentent de dimension ; bientôt, on en compte dans chaque myoblaste deux ou trois douzaines ; mais ils sont encore dans la région centrale, où ils ont apparu.

C'est alors qu'ils émigrent vers la périphérie de leur myoblaste et qu'ils semblent s'appliquer à sa surface en augmentant un peu de dimension. Bientôt on leur distingue une répartition de la substance chromatique en sorte de grains de chapelet. Ils deviennent ainsi peu à peu des noyaux allongés à structure moniliforme extrêmement ténue, bien visible sur des coupes longitudinales (Pl. XXII, fig. 51 à 55).

Pendant ce temps, chaque myoblaste, d'abord ovoïde, s'est allongé et étiré en forme de fibre ; les noyaux se sont orientés dans le même sens ; d'autre part, les leucocytes qui avaient pris part à l'histolyse et avaient subsisté entre les myoblastes, dégénérent de plus en plus ; leur noyau rentre en chromatolyse ; leur nombre diminue progressivement à mesure que grossissent les fibres musculaires. Enfin, on trouve que tous ces leucocytes ont disparu, environ au moment où une fine striation apparaît sur la fibre et où se réalisent la dimension et la structure définitives.

Nous avons retrouvé les mêmes noyaux bactériformes, au stade nymphe, dans les muscles vibrateurs de l'Abeille ; leur forme seule diffère un peu, et apparaît légèrement onduleuse.

(1) J. Anglas. *C. Rendus, Soc. Biologie*, 2 Décembre 1899.

Muscles de l'intestin moyen. Lorsque le sac noir a été rejeté, le diamètre de l'intestin moyen a notablement diminué par la contraction des muscles péri-intestinaux. A partir de ce moment, ils entrent eux-aussi, dans une période de rénovation.

Certains noyaux des fibres larvaires subissent cette dégénérescence avec hypertrophie du protoplasme environnant, que nous avons décrite à propos du sphincter rectal. Les coupes tangentielles sont ici les plus favorables, car elles permettent l'examen simultané des fibres circulaires et des fibres longitudinales (Pl. XXI, fig. 36).

Cependant les leucocytes interviennent entre les mailles de ce réseau assez lâche formé par le quadrillage musculaire, et par suite d'une action qui ne semble pouvoir s'expliquer que par une digestion extra-cellulaire, une lyocytose de la part de ces leucocytes, il se produit une diminution considérable dans le diamètre de la fibre; celle-ci perd sa striation et prend sur les coupes un aspect moins régulier, moins cohérent ; elle présente, si l'on peut employer cette comparaison, l'apparence d'une petite poutre vermoulue.

Les leucocytes ont envahi la fibre elle-même, et celle-ci se fragmente sans qu'il soit possible de déterminer dans quelle mesure les leucocytes causent cette désagrégation. Cependant leurs rapports avec la fibres ont, dans ce cas, moins intimes que dans les muscles du premier groupe.

Malgré cette régression des fibres musculaires péri-intestinales, la disposition de leurs fragments laisse subsister leur ordonnance générale et en dessine la place.

A un stade plus agé, les éléments des fibres musculaires se retrouvent, considérablement aplatis ; dans les préparations ils se montrent très irrégulièrement colorés, plus ou moins suivant les endroits; d'où un aspect fort peu homogène. En certains points, on voit des sortes de fragments chromatiques allongés qui nous paraissent provenir des anciens noyaux larvaires(Pl. XXI, fig. 38).

Tous les noyaux larvaires ne disparaissent certainement pas, puisque, à un stade à peine plus âgé, nous en avons revu d'absolument caractérisés (fig. 39).

A partir de ce moment, nous avons affaire à une nymphe déjà âgée ; il se produit une réorganisation de la fibre musculaire. Les éléments dont les noyaux larvaires ont échappé à l'histolyse fonctionnent comme des myoblastes imaginaux, et cela n'est pas sans analogie avec ce que nous avons vu dans le thorax.

Nous avons particulièrement suivi ce phénomène chez le Frelon où les noyaux sont extrêment nets. Chez cet Insecte (et cela est vrai pour tous les tissus), la substance chromatique du noyau est toute concentrée sur quelques chromosomes, le suc nucléaire étant tout à fait achromatique ; cela permet, par l'hématéine et l'alcool chrlohydrique, d'obtenir des différenciations remarquables. Voici ce qui ce passe dans les noyaux musculaires ayant subsisté jusqu'à peu de temps avant l'éclosion : la chromatine se distribue en fragments dont quelques-uns dégénèrent ; ce sont les plus volumineux ; d'autres au contraire, de fort petite taille (une fraction de 1 μ), après avoir pris une disposition linéaire régulière, sur un ou deux rangs, en files allongées, s'encapsulent seuls, ou plus souvent deux par deux, dans une très fine membrane, et constituent ainsi les petits noyaux définitifs de la fibre. Celle-ci s'est développée et présente des stries bien visibles Ce phénomène, qui tient du bourgeonnement et de la fragmentation, ressemble, avec plus de régularité, à ce que nous avons vu dans le tissu adipeux de l'adulte.

C'est dans cet état, avec ces petits noyaux encapsulés comme le représente la fig. 42 (Pl. XXI), que nous avons retrouvé la chromatine du noyau chez l'adulte après l'éclosion ; cela met en évidence que les noyaux imaginaux proviennent bien des noyaux larvaires eux-mêmes.

Nous arrivons ici aux mêmes conclusions que pour les muscles du thorax : tous les noyaux larvaires ne sont donc pas détruits. Dans les deux cas, ils subissent une transformation assez curieuse : il y a répartition nouvelle, suivie d'une fragmentation de la substance chromatique.

Cette fragmentation est en relation avec ce fait que les éléments imaginaux sont de bien plus petite taille que les éléments larvaires : si l'un de ceux-ci passe chez l'adulte, ce ne peut être qu'après une transformation qui réduise notablement ses dimensions ; il en est de même pour le tissu musculaire et pour le tissu adipeux.

C. Muscles du troisième groupe.

Les muscles des segments abdominaux subissent une moindre transformation et l'intervention des leucocytes est fort limitée.

Dès le début de la nymphose proprement dite, on constate que les noyaux larvaires sont plus aplatis dans leur gaine de sarcoplasme ; il y a comme une diminution ou une contraction assez considérable

de la chromatine : de plus, dans le voisinage de ces noyaux ainsi déformés on trouve dans le sarcoplasme de petits éléments chromatiques qui faisaient défaut aux stades précédents ; leur aspect, leur volume, leurs rapports avec les noyaux larvaires montrent qu'ils en proviennent, d'autant plus que ceux-ci laissent parfois voir une tendance à la fragmentation.

Il y a bien, de temps à autre quelques leucocytes à proximité des fibres, ou parmi elles ; mais les petits éléments chromatiques dont nous parlons ne peuvent être confondus avec ces leucocytes ; leur origine est bien dans le noyau primitif plus ou moins déformé et aminci (fig. 8 du texte) ; il nous semble qu'ils en proviennent par fragmentation, ainsi que nous avons déjà vu plusieurs exemples.

Peu après, les mêmes éléments se retrouvent beaucoup plus nombreux, et présentent la même évolution que les petits noyaux imaginaux des muscles du thorax, ou que ceux de l'épithélium de l'intestin moyen. Leur structure, d'abord homogène, devient finement granuleuse et se différencie en montrant plusieurs points chromatiques à l'intérieur d'une mince membrane. L'aspect de nos

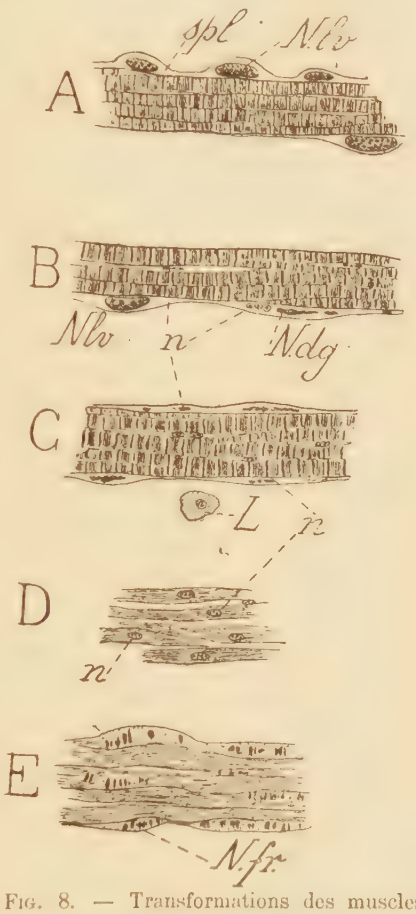


FIG. 8. — Transformations des muscles extenseurs de l'abdomen ; A, chez la larve ; B, chez une nymphe jeune ; C, chez une nymphe plus âgée ; D et E, chez une nymphe près d'éclore. — *N.lv*, noyaux larvaires ; *spl*, sarcoplasme ; *n*, petits noyaux invaginaux ; *N.dg*, noyaux larvaires en dégénérescence ; *N.fr*, noyaux se fragmentant et rentrant en chromatolyse ; *L*, leucocyte.

coupes rappelle la figure 34 donnée par Berlese [79] montrant l'origine de ces petits noyaux musculaires imaginaux.

Peu après, les fibres musculaires qui avaient jusque là gardé leur aspect primitif subissent une forte diminution de calibre et perdent leur striation, de même que cela a lieu pour les muscles péri-intestinaux. Ce changement ne se fait pas sans aucune intervention de leucocytes, mais ici, ils restent dans le voisinage des faisceaux musculaires, passant parfois entre les fibres, mais jamais ils ne les découpent ni les morcellent. Sont-ils, par une action lyocytaire, un des facteurs de cette régression de la substance contractile ? On peut le supposer, d'autant plus qu'à la diminution des fibres, correspond une augmentation de volume de leur part : ils deviennent très éosinophiles, comme tous les leucocytes qui ont beaucoup assimilé. Mais, ici encore, nous n'avons jamais vu qu'ils englobassent des fragments à leur intérieur.

Les leucocytes sont répartis régulièrement par groupe à chaque segment et se distinguent, même à un faible grossissement, sur une coupe colorée à l'hématéine et à l'éosine (Pl. XIX, fig. 3 et Pl. XXIII, fig, 75). Nous ne retrouvons ici qu'une trace de leur action lyocytaire : elle sera toutefois plus grande dans le segment médiaire (1er post-thoracique) ou dans le 1er segment abdominal (2^{e} post-thoracique) parce que les muscles larvaires y sont plus profondément remaniés, et changent d'orientation pour s'approprier à la forme du corps ; aussi trouve-t-on de nombreux leucocytes interposés entre les fibres, mais ils ne semblent pas s'appliquer directement sur elles et gardent une forme à peu près sphérique.

Quant aux petits noyaux, ils subsistent dans la fibre ainsi réduite en diamètre, ils grossissent un peu, et ressemblent assez à ceux des muscles vibrateurs du thorax ; mais il sont moins longs, proportionnellement à la longueur de la fibre.

Il est encore d'autres éléments nucléaires larvaires qui dégénèrent en se fragmentant d'une manière irrégulière, comme le montre la figure ci-jointe dans le texte (fig. 8).

D. Muscles du quatrième groupe.

Chez la larve, on trouve à la base des bourgeons des appendices, un amas de cellules mésodermiques indifférenciées constituant les myoblastes des futurs muscles de l'appendice. Lorsque celui-ci se

développe, ils pénètrent dans sa cavité, s'allongent et augmentent de volume. Dans leurs noyaux, ils se fait une répartition en grains très fins de la substance chromatique, ce qui les faits ressembler à tous les noyaux de muscles imaginaux dont nous avons parlé.

Autour de l'œsophage et de l'intestin postérieur, la différenciation des éléments mésodermiques est poussée moins loin. Les cellules conjonctives forment chez les larves un revêtement irrégulier.

Pendant la nymphose, il y a remaniement par les leucocytes sans qu'il soit facile de déterminer l'importance de leur action. Les cellules mésodermiques continuent à former autour de l'œsophage et du rectum un revêtement musculo-conjonctif continu peu différencié.

§ 3. — Comparaison critique.

En résumé, nos observations concordent avec celles de Kowalewsky et de van Rees sur les Muscides, de Perez sur les Fourmis: il y a, dans certains muscles, intervention active de leucocytes.

Mais les Hyménoptères que nous étudions servent de type de transition et permettent, ce nous semble, de concilier les observations des précédents auteurs avec celles de Korotneff sur les Tinéides.

Ainsi que l'a vérifié récemment Pérez (1900) il n'y aurait phagocytose leucocytaire, chez *Hyponomeuta* que pour quelques muscles de la région antérieure ; les muscles abdominaux passeraient de la larve à l'adulte sans autre modification qu'une prolifération nucléaire. Nous avons vu quelque chose de très analogue chez la Guêpe.

Il nous semble donc prouvé que, suivant les types étudiés, ou parfois, sur le même Insecte, suivant les muscles considérés, le processus d'histolyse pourra être plus ou moins complet et plus ou moins rapide : dégénérescence simple avec fragmentation du noyau ; lyocytose restreinte, ou bien encore violente, totale et phagocytaire. Cela dépendra, et de la vitesse avec laquelle se passe le processus, et de l'avenir ultérieur du muscle qui pourra, ou disparaître totalement, ou subsister plus ou moins complètement avec des modifications variables : tous les intermédiaires pourront être rencontrés. — On ne devra donc pas rejeter à priori comme

fausse, une description qui ne rentrerait pas dans un des processus généraux décrits ou prévus.

Pour l'origine des nouveaux muscles, nous sommes d'accord avec les indications de VAN REES, RENGEL, DE BRUYNES et BERLESE. Nous constatons des différences sur les points suivants : Nous n'avons pas vu d'autophagocytose comme le signale DE BRUYNES, le sarcoplasme englobant et digérant le myoplasme dégénéré : on peut constater, chez la Guêpe, que le sarcoplasme de certains muscles entoure le myoplasme au début de la nymphose, figurant une sorte de grand phagocyte, mais il subit alors lui-même une dégénérescence hypertrophique et prend les colorants nucléaires ; le noyau s'est contracté ou dissous partiellement, et souvent s'est fragmenté. Il s'agit là d'un élément en pleine régression. Si l'aspect général fait penser à une tentative de phagocytose de la part du sarcoplasme, celle-ci est vite entravée par l'action des leucocytes et par le désagrégation de l'ancien muscle.

En second lieu, nous ne pouvons admettre l'explication que KARAWAIEW donne de l'histolyse et de l'histogénèse : ses figures sont, on le voit, très exactes : il n'en n'est pas de même de leur interprétation. Ses planches concordent avec les nôtres et représentent des invasions de leucocytes ; mais comme il n'a pratiqué, semble t-il, que des coupes transversales, moins favorables à cette étude, la signification du fait lui a échappé. De même que pour les cellules de l'intestin moyen, des considérations théoriques l'empêchent de penser que des cellules mésodermiques puissent causer l'histolyse et l'histogénèse. Il reconnaît que les petits éléments engagés dans le muscle larvaire ont la plus grande analogie avec les leucocytes, toutetois il s'efforce de leur trouver une autre origine, endogène par rapport au muscle. Il doit alors leur supposer un mouvement de va-et-vient : ils dérivent du noyau larvaire, s'en écartent, vont se loger à la périphérie de l'organe, puis reviennent pour le détruire. Tout cela est peu vraisemblable et ne cadre même pas très bien avec les observations de cet auteur. Il signale et figure des éléments nucléaires engagés dans le myoplasme ; ce doivent être, selon nous, soit des fragments de l'ancien noyau en régression, soit un leucocyte en voie de pénétration : l'examen seul des coupes pourrait trancher la question ; or KARAWAIEW en fait un noyau imaginal dérivé du noyau larvaire. Mais il est lui-même peu sûr de cette interprétation, comme le témoigne un très petit

point d'interrogation placé sur la lithographie à côté de l'indication *im*, (*imaginal muskel*).

Enfin, cet auteur, d'après ce que nous avons cru comprendre, attribue à des cellules envahissantes (leucocytes), un rôle dans l'histogénèse des muscles : nous ne pensons pas qu'il en soit ainsi, puisque, d'après nos observations, les noyaux des nouveaux muscles proviennent de fragments chromatiques issus des noyaux larvaires, et dont il n'est pas fait mention dans le travail de l'auteur russe. (1)

Mais nous ne voudrions pas être trop affirmatif, car il n'est pas aisé de ne rien laisser échapper dans un volumineux mémoire, où abondent des observations intéressantes, mais qui ne présente aucune division en chapitres ou en paragraphes, sans aucun titre pour en faciliter la lecture et l'analyse.

(1) Nous les rapprocherions plutôt des petits noyaux signalés par TERRE [99] chez l'Abeille.

CHAPITRE VIII

Glandes de la soie. Tubes de Malpighi.

§ 1. Historique.

Ganin admettait une dégénérescence graisseuse des grandes salivaires, suivie d'une néoformation.

Viallanes dit que leurs cellules perdent leur membrane, augment de volume, leurs contours deviennent irréguliers, leur protoplasme se carmine ; le noyau hypertrophié atteint 40 μ. Ici encore, comme pour les trachées, Viallanes crut voir de nouveaux noyaux apparaître dans la cellule en dégénérescence sans participation du noyau primitif : d'après lui, ils forment des « cellules filles » constituant un tissu embryonnaire dans la région voisine de la cavité de la glande, tandis que le noyau primitif est rejeté vers l'extérieur. Enfin, les cellules embryonnaires sont mises en liberté dans la cavité du corps. Ses planches montrent du reste à côté de la glande en régression, des leucocytes de diverses tailles, dont les plus petits ressemblent beaucoup aux « cellules embryonnaires » qu'il figure dans la glande elle-même.

Kowalewsky dit qu'il y a phagocytose chez les Muscides, pour les glandes salivaires comme pour les muscles, de la part des leucocytes : le phénomène est très rapide et dure à peine de dix à vingt-quatre heures.

Van Rees, au contraire, n'a jamais vu les leucocytes intervenir d'une manière active pour détruire les glandes salivaires ; il pense que cela tient peut-être aux mois de l'année pendant lesquels il a recueilli ses matériaux (de Mars à Juin). A cette époque, les métamorphoses sont plus rapides, et il pense que la dégénérescence simple y jouerait un grand rôle.

D'après de Bruynes [98], les cellules dégénèrent pendant deux jours environ avant l'arrivée des cellules migratrices et des phagocytes, déjà chargés de débris tissulaires (Körnchenkugeln).

Sur la destruction des tubes de Malpighi, l'on ne trouve aucune indication précise, les auteurs admettent implicitement qu'ils subissent le mode de régression sur lequel ils ont le plus insisté, dégénérescence ou phagocytose.

§ 2. Observations personnelles et Comparaison.

Nous avons décrit sommairement (Ch. I, § 2), la disposition des glandes de la soie. Leurs canalicules extrêmement contournés sont rencontrés un grand nombre de fois sur les coupes. Les cellules qui les composent ont une disposition épithéliale très régulière et sont plus larges que hautes ; leur noyau est elliptique ou semi-lunaire : on ne peut les confondre, ni avec les cellules des tubes de Malpighi larvaires, plus volumineuses, convexes vers la lumière du tube, et à aspect plus sombre, ni avec les cellules des trachées, beaucoup plus plates et qui sécrètent un revêtement chitineux spécial.

Cependant, sur des stades très jeunes la distinction peut être plus délicate : tous ces organes naissent d'invaginations d'origine ectodermique, et ils sont au début peu différenciés.

Les canaux excréteurs des glandes se renforcent de bonne heure d'une couche interne de chitine qui les empêche de s'écraser facilement et les fait un peu ressembler aux trachées : mais leurs cellules sont hautes et cylindriques.

Chez une larve prête à tisser son opercule, ou chez une très jeune pronymphe, une dilatation des tubes sécréteurs forme de chaque côté du corps un volumineux réservoir. L'épithélium de ces sacs est fort aplati, laminé, réduit à l'état de mince membrane, où la structure cellulaire est souvent très difficile à reconnaître.

Au moment de la sécrétion, tous ces organes sont remplis du liquide salivaire albumineux que coagule la fixation, et qui forme sur les coupes colorées des plages homogènes (Pl. XX, fig. 23).

Aussitôt après la sécrétion achevée, débute, chez nos Hyménoptères, la régression de ces organes glandulaires. Elle commence plus tôt pour la région demeurée glandulaire que pour le canal excréteur chitineux ; mais dans la glande elle-même, elle semble se propager d'avant en arrière.

Le protoplasme devient vacuolaire : les cellules perdent leur contour net et forment des masses irrégulières. Le noyau se fragmente en morceaux qui dégénèrent rapidement (Pl. XXII, fig. 59).

C'est alors seulement qu'interviennent les leucocytes, sans que ceux-ci, à ce que nous avons observé, soient jamais en très grand nombre. On les trouve dans le voisinage des organes en question ; ils forment comme un cercle d'investissement plus ou moins compact ; ou bien, s'ils passent parfois entre les cellules, on ne peut jamais constater qu'ils agissent comme phagocytes et qu'ils englobent des fragments. Toutefois la régression commencée avant leur arrivée se poursuit plus activement encore, et, sur place, la glande disparaît à un stade à peine plus avancé. On voit un peu plus longtemps la trace des canaux plus chitineux et plus résistants ; mais ils subissent une régression très pareille (Pl. XXIII, fig. 63) et disparaissent très peu après.

— Les tubes de Malpighi sont au nombre de quatre chez les larves de Guêpe et d'Abeille, situés dorsalement par rapport au tube digestif. Ils sont volumineux, formés d'une assise épithéliale à grosses cellules sombres, et ne sont séparés du tissu adipeux environnant par aucune couche musculaire ou conjonctive.

A leur intérieur, on trouve souvent des excreta comme l'ont signalé divers auteurs.

La surface interne de leur épithélium sécrète, vers la fin de la vie larvaire, une mince couche de chitine qui se dispose en filaments enchevêtrés normalement à la surface ; (c'est peu après qu'ils rentrent en dégénérescence). — L'endroit où ils débouchent dans l'intestin postérieur est envahi par la prolifération de l'épithelium larvaire, dans cette région où le rectum établit la communication avec l'intestin moyen (Pl. XIX, fig. 10 et 11).

A ce moment, les tubes larvaires rentrent en régression. Leur protoplasme se creuse de vacuoles, les contours cellulaires se perdent ; le noyau se fragmente et subit une chromatolyse évidente. Le protoplasme se colore fortement de manière très inégale. La masse du tube de Malpighi se brise en tronçons volumineux qui subsistent encore quelque temps, quoique en pleine dégénérescence, à l'endroit qu'ils occupaient. Les nouveaux tubes de Malpighi se sont déjà bien développés et la rénovation de l'épithélium intestinal est complète, alors que les tubes larvaires n'ont pas complètement disparu.

Leur mode d'histolyse est donc le même que pour les glandes de la soie, mais un peu plus lent, tout au moins quant à l'arrivée des leucocytes. Finalement, on en trouve bien quelques-uns autour

de ces organes dégénérés, mais ils sont peu nombreux : en outre, ils y pénètrent fort rarement, et je n'ai jamais constaté qu'ils fissent de la phagocytose.

Les nouveaux tubes de Malphigi ont pris naissance de la prolifération même de la première partie de l'intestin postérieur ; ils se développent par invagination, repoussant devant eux le tissu musculo-conjectif peu différencié qui entoure cette région. Ce revêtement se développe à leur surface à mesure qu'ils s'allongent, et forme, non une couche musculaire, mais une assise conjonctive qui doit être certainement homologue des muscles que Léger [98] a décrit autour des tubes de Malpighi des Gryllidés.

Remarquons en terminant que Kowalewsky a bien interprété le phénomème de phagocytose que Viallanes a certainement vu et et non reconnu chez les Muscides ; mais il nous semble d'autre part que van Rees a fort justement fait observer que la phagocytose, même chez les Muscides, où elle est plus active que dans les autres groupes, peut ne pas être primitive, mais précédée par une dégénérescence de la cellule elle-même.

De Bruynes arrive précisément aux mêmes conclusions, et qui sont les nôtres pour les Hyménoptères : les leucocytes n'interviennent qu'après la dégénérescence des cellules des glandes de la soie; mais dans le groupe que nous étudions, il n'y a pas de Körnchenkugeln.

Nous ajouterons que le processus est le même pour les tubes de Malpighi, mais qu'il est plus lent, et que l'intervention des leucocytes y semble plus tardive, et plus limitée encore que dans les glandes séricigènes.

CHAPITRE IX

Système nerveux. — Appareil génital.

Ni le système nerveux ni l'appareil génital ne subissent pendant le passage de la larve à l'adulte, de métamorphose proprement dite : ils sortent donc du cadre de cette étude. Ils sont uniquement le siège d'un développement considérable que n'accompagne jamais ni régression ni histolyse.

Les glandes génitales existent déjà chez la larve au moment de l'éclosion. Chez le Frelon, elles constituent alors deux petites masses ovoïdes, dorsales par rapport au tube digestif, situées vers le milieu du corps ; elles s'allongent peu à peu en deux cordons, composés chez les femelles, de six tubes ovariens. Leur plus grand accroissement a lieu vers la fin de la vie nymphale où ils descendent le long de l'intestin et viennent se mettre en rapport avec les organes annexes d'origine hypodermique, nouvellement formés.

Le système nerveux est peu développé chez la larve ; les ganglions cérébroïdes sont fort petits ainsi que les sous-œsophagiens ; après ces derniers, la chaîne ventrale comprend 12 paires de ganglions sensiblement égaux et également espacés.

Dès le début de la nymphose, il se produit une condensation remarquable de cette chaîne. Les ganglions prothoraciques restent distincts, mais, aux mésothoraciques viennent d'abord s'adjoindre les métathoraciques, puis ceux du segment médiaire (4^{e} segment), et même les suivants (du 5^{me}), qui diminuent très notablement de volume. Ce raccourcissement semble compensé par l'allongement considérable de la portion de la chaîne reliant la cinquième et la sixième paire de ganglions. Il faut noter aussi un rapprochement entre la dixième et la onzième paire, cette dernière s'accroissant en raison du développement de l'appareil génital.

Comment se fait se raccourcissement ? D'après les nouvelles idées sur la structure du système nerveux, des Arthropodes en particulier (Bethe : Studie über das Centralnervensystem von

Carcinus mœnas. Arch für mikr. Anat. 1895), les nerfs sont des sortes de ponts jetés entre les cellules : ils sont composés de fibrilles élémentaires provenant d'un réseau pelotonné dans le corps cellulaire. On est tenté de penser que, dans le cas présent, une disposition nouvelle de cet enchevêtrement raccourcit la longueur des fibrilles dans le connectif : les cellules des ganglions méso et métathoraciques, augmentent de volume tandis que le contraire se produit au 5e ganglion, en avant de la portion très allongée du connectif.— Mais ce n'est là qu'une supposition qui demande d'autres recherches.

L'augmentation de volume du cerveau tient non seulement à l'accroissement en volume de ses éléments cellulaires, mais à leur augmentation numérique. Il faut alors, ou que des éléments nerveux déjà différenciés aient proliféré, ce qui est fort improbable, ou bien que des neuroblastes soient intervenus pour former de nouvelles cellules, ainsi que, d'après Viallanes, cela se passe chez les Orthoptères.

Notons enfin que les masses cérébroïdes envoient vers le sommet de la tête trois bourgeons servant à constituer les ocelles, sans parler des énormes ganglions optiques qu'ils forment pour les yeux composés.

Résumé des principaux faits relatifs aux métamorphoses de la Guêpe et de l'Abeille.

Nous pensons avoir mis en évidence les principaux faits qui suivent :

1° L'épithélium de l'intestin moyen subit une rénovation complète : l'histolyse en est produite par de petits éléments embryonnaires qui viennent, par rapport à l'épithélium, de l'extérieur, et qui constituent les cellules de remplacement.

Leur invasion à la base des cellules larvaires est précoce, mais le remplacement ne se fait qu'au moment de la nymphose.

2° Les muscles, suivant qu'ils doivent disparaître totalement, ou presque complètement, en faisant place à de nouveaux muscles, ou

bien enfin passer presque tels quels jusque chez l'adulte, subissent des remaniements plus on moins considérables.

A) Ceux d'un premier groupe (abdomen, région postérieure, muscles spéciaux à la larve), sont envahis par les leucocytes lorsque, par suite de la nymphose, leur rôle physiologique a pris fin ; leur inertie permet d'affirmer leur modification chimique intime, lors même qu'elle ne peut être perçue histologiquement. Même lorsque l'intervention des leucocytes paraît la plus primitive, nous le considérons comme la conséquence et non comme la cause première de la régression de l'organe.

Du reste, la digestion par les leucocytes est toujours accompagnée de dégénérescence et de fragmentation des noyaux musculaires.

Les leucocytes digèrent sur place les fragments musculaires ; il n'y a pas de Körnchenkugeln. La digestion pouvant être extra-cellulaire a été désignée d'une manière générale dans ce travail sous le nom de lyocytose.

B.) Les muscles du second groupe (thorax, intestin), rentrent d'eux-mêmes en régression ; l'intervention des leucocytes, quoique certaine, est bien plus restreinte, surtout pour l'intestin ; nous n'avons pas vu de figures de phagocytose, mais il y a certainement lyocytose.

Les noyaux des muscles imaginaux se forment aux dépens des noyaux larvaires qui auront échappé à la destruction, et dérivent de fragments forts petit de l'ancienne substance chromatique qui s'organise ultérieurement.

C) Dans le troisième groupe (muscles abdominaux en général), le rôle des leucocytes est encore moindre, bien que réel. Il y a surtout réduction de la fibre, régression des anciens noyaux, et formation à leurs dépens, comme précédemment, de petits noyaux imaginaux.

3° Les cellules des glandes de la soie rentrent en régression après que leur fonction secrétrice est achevée, mais sans intervention de leucocytes, au moins au début. Ceux-ci n'arrivent que tardivement et achèvent alors très vite l'histolyse de ces organes, sans phagocytose, mais par lyocytose.

4° Les tubes de Malpighi larvaires dégénèrent lorsque se développent les organes correspondants de l'adulte. Ici encore, les

leucocytes n'interviennent pas primitivement, mais un peu plus tardivement encore que pour les glandes de la soie.

5° Les cellules adipeuses présentent, chez la larve, quelques divisions directes du noyau ; dès le début de la nymphose, le protoplasme se résout en granules qui, par leur nombre, distendent la membrane cellulaire ; le noyau s'amincit, se réduit et semble en régression.

Dans son ensemble, la cellule transformée en organe de réserve présente tous les caractères d'une dégénérescence granulo-graisseuse. Elle subsiste pourtant en cet état jusqu'après l'éclosion.

Les leucocytes n'y pénètrent que très exceptionnellement. L'assimilation finale des réserves se fait sans phagocytose, par simple lyocytose.

6° Les cellules excrétrices du corps adipeux ont un rôle, transitoire et peut-être intermittent, de rein d'accumulation, au moment où se fait le remplacement des anciens tubes de Malpighi par les nouveaux.

A la période larvaire, elles ont probablement une action lyocytaire sur les cellules adipeuses, où elles peuvent même pénétrer si la différence de taille est suffisante.

7° Le cœur ne subit d'autre modification histologique que la disparition d'une striation musculaire endothéliale, spéciale à la larve.

8° Les leucocytes semblent prendre naissance, dans la période post-embryonnaire, dans le septum péricardique ; chez la nymphe, on en trouve de diverses tailles; les plus petits sont seuls capables de pénétrer dans les muscles en histolyse. Ils se nourrissent et s'accroissent, soit par lyocytose, soit par phagocytose.

9° Le tégument définitif se constitue sans disques imaginaux ; il n'y a de replis imaginaux que pour la formation des appendices.

10° L'hypoderme, l'intestin antérieur et l'intestin postérieur ne subissent qu'une rénovation par prolifération de l'ancien épithelium. Il n'y a point là de phagocytose.

11° Les trachées sont le siège d'un surcroît de développement considérable par suite du fonctionnement des cellules trachéales, sécrétant des tubes capillaires. Le diamètre des anciens troncs trachéens augmente par prolifération des cellules de leur membrane cellulaire.

12° Enfin le système nerveux et l'appareil génital poursuivent leur développement sans métamorphoses.

Nous plaçons à la fin de ce travail un tableau synoptique permettant de se rendre compte de l'état de développement des organes, par comparaison avec les autres aux mêmes stades. Il a été établi en rapportant à quelques stades particulièrement typiques, les nombreuses étapes de l'histolyse et de l'histogénèse. Il va donc sans dire que ce schéma n'a rien d'absolu : chez un même individu, il peut se produire des faits d'hétérochronie qui ne peuvent rentrer ici en ligne de compte. Aussi serait-ce parfois hasardeux de tirer des conséquences fermes de telles coïncidences se trouvant sur une ligne horizontale ; néanmoins la compréhension de l'ensemble des phénomènes pourra s'en trouver facilitée.

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE X

Signification des phénomènes de métamorphose.

§ 1. Généralités.

La métamorphose consiste, au point de vue histologique, dans la destruction d'anciens organes, d'anciens tissus, d'anciennes cellules, et dans leur remplacement, quand il y a lieu, par de nouveaux éléments.

Cette destruction se fait au moment où les organes et tissus larvaires ne sont plus aptes, par suite du changement dans le mode de vie, à continuer leurs fonctions, et deviennent inutiles ; cela est d'une telle évidence que nous ne l'aurions pas rappelé si nous ne voyions pas dans leur inactivité même la cause première de leur régression.

En effet, tout élément cellulaire à protoplasme actif, bien portant, si l'on peut ainsi s'exprimer, peut être considéré comme une petite masse de ferments : un protoplasme qui élabore un ferment, a, dans son ensemble, les propriétés de ce ferment, puisque la molécule de ce dernier n'est qu'une parcelle de la molécule du protoplasme. Et, de fait, lorsqu'un protoplasme se nourrit d'une substance dans laquelle il vit plongé, il est forcé d'assimiler cette substance, et par suite, d'agir comme ferment vis-à-vis d'elle. Cette assimilation est toujours nécessaire ; il faudrait, pour qu'elle fut inutile, que la substance fût identique au protoplasme dont nous parlons : or, cela est impossible, car il n'y a pas deux protoplasmes semblables, même dans leurs cellules voisines toutes pareilles. Bien plus, le même protoplasme est continuellement en voie de modification.

Cela étant, on peut considérer les protoplasmes de deux cellules contiguës comme antagonistes, c'est-à-dire comme sécrétant des ferments qui tendent à digérer l'élément voisin. Si leurs actions réciproques sont nulles, c'est qu'elles se compensent : c'est ainsi que la pepsine chlorhydrique d'une cellule de la muqueuse stomacale ne digère pas les autres cellules. Mais qu'une de ces cellules meure, ou s'affaiblisse, qu'elle ne soit plus le siège de phénomènes sécrétoires aussi actifs, et la cellule malade est digérée, absorbée par les éléments voisins : elle se liquéfie et se dissout peu à peu. Il semble d'abord que cette régression soit un phénomène passif : en réalité c'est une digestion active exercée par les cellules avoisinantes. C'est à cette digestion cellulaire que nous avons donné le nom de *lyocytose*, qui laisse indéterminé le mode d'action de l'élément produisant les ferments.

D'une manière générale, on peut concevoir que dans un même tissu, toutes les cellules ont réciproquement une action lyocytaire ; si elles n'en souffrent pas, c'est qu'elles sont dans un état d'équilibre dynamique au point de vue chimique. Quand un élément faiblit, il est éliminé soit par les voisins, soit encore par les cellules migratrices, dont les sécrétions sont particulièrement actives. Cette suppression des non-valeurs est pour le plus grand avantage de l'organe et de l'individu.

Ce que nous venons de dire peut être appliqué aux tissus ; entre deux tissus quelconques, il existe un équilibre dynamique qui sera rompu si l'un d'eux perd de sa vitalité. Cela se produit, par exemple chez les Vertébrés, lorsque le tissu conjonctif envahit les glandes (thymus, corps thyroïde), les muscles et les divers organes. Ces phénomènes s'observent chez l'Homme à des âges où se produisent d'importants changements dans sa physiologie, à des périodes de transition, on pourrait presque dire de métamorphoses.

En généralisant encore les idées précédentes, on peut voir dans la régression par défaut d'usage et dans le balancement des organes, une résultante de tous les équilibres dynamiques entre les tissus qui les composent. Lorsqu'un membre cesse d'être actif, à la diminution d'activité extérieure correspond une diminution d'activité chimique dont ses éléments seront peu à peu victimes ; la lyocytose s'exerce à à leurs dépens et entraîne l'atrophie des organes, peut-être leur disparition.

Il est encore une cause, autre que leur pouvoir lyocytaire propre,

qui permet aux éléments cellulaires de subsister au milieu de cellules particulièrement actives, telles que le sont les cellules migratrices. C'est une chimiotaxie négative exercée sur ces cellules par leurs excrétions, c'est-à-dire les déchets de leur activité nutritive et respiratoire. Le gaz carbonique, l'urée, l'acide lactique et autres substances analogues sont toxiques, et il est très naturel de penser qu'elles ont une action répulsive sur les leucocytes. Quand l'activité du tissu cesse, ces toxines sont rejetées en moindre quantité, et l'invasion des leucocytes peut se produire. En appliquant ces idées générales aux divers tissus, nous verrons qu'elles correspondent aux faits observés et à leurs variations suivant les cas différents.

On peut attribuer aussi la dégénérescence des organes larvaires à une sorte d'asphyxie. Les observations de Bataillon [93] sur les Lépidoptères, semblent fort démonstratives à ce sujet : la circulation change de sens, ce qui témoigne de grands troubles dans les échanges nutritifs et dans la respiration. Mais, s'il se produit de l'asphyxie dans les cas que nous étudions, il ne nous semble pas que ce soit par insuffisance d'apport d'oxygène, puisque, à ce moment, le système trachéen prend un développement considérable : cela doit tenir à ce que l'activité physiologique étant fort grande, les déchets des combustions se forment en surabondance, et intoxiquent les tissus où ils s'accumulent. Nous avons reconnu que les cellules excrétrices constituaient des reins d'accumulation transitoires. Les tissus de nouvelle formation possèdent sans doute une résistance plus grande à cette intoxication asphyxique : et la preuve, c'est qu'ils n'en souffrent pas.

Par cette explication nous sommes encore ramenés à notre manière de penser, que les tissus imaginaux sont plus résistants et supérieurs au point de vue dynamo-chimique : ils subsistent parce qu'ils sont plus forts et mieux adaptés.

Ceci nous porte à considérer les organes larvaires qui disparaissent comme ayant la signification d'organes transitoires, adaptés à la vie spéciale que mène la larve : celle-ci, par une nutrition surabondante amasse les réserves nécessaires pour achever son développement.

Mais cette phase de son existence est en dehors de son évolution phylogénétique primitive ; c'est par adaption que les Insectes à métamorphoses complètes ont peu à peu, à la suite de toute

une évolution, acquis des formes larvaires tellement différentes des formes ancestrales. Cela fait supposer que les organes appropriés à cette vie larvaire sont également surajoutés par l'adaption, et d'une manière transitoire. Au reste, ils ont une physionomie commune, étant constitués par de volumineuses cellules ou par de gros éléments; les tissus qu'ils forment sont grossiers, peu cohérents et paraissent assemblés à la hâte, alors que les cellules n'ont pas poussé très loin leurs divisions. Tels sont l'intestin moyen, les tubes de Malpighi, les muscles larvaires, le corps adipeux, etc. Tout autre est l'aspect du système nerveux, de l'hypoderme et de ses productions, de l'œsophage et de l'intestin postérieur. Ce sont en effet des organes qui se continueront de la larve chez l'adulte d'une manière continue, par surcroît de développement, sans destruction totale.

En résumé il n'y a pas de métamorphoses proprement dites dans les tissus larvaires qui ont déjà la signification de jeunes tissus de l'adulte (hypoderme, trachées, appendices, intestin antérieur et postérieur, système nerveux, appareil génital); il y a métamorphoses dans les tissus ou organes en rapport direct avec l'adaptation transitoire de la larve (intestin moyen, muscles, tubes de Malpighi, glandes de la soie).

On comprend que chez d'autres Insectes, suivant les organes qui seront modifiés ou non par l'adaptation spéciale de la larve, les métamorphoses seront plus ou moins considérables.

Faisons maintenant l'application de ces généralités aux divers tissus.

§ 2. — Application aux tissus en particulier.

Hypoderme. — Bien que l'hypoderme définitif diffère un peu par l'aspect de celui de la larve, il ne nous semble pas qu'on puisse parler ici de métamorphoses, mais simplement de transformation. Il y a prolifération en certains points : les cellules larvaires cèdent progressivement la place aux cellules définitives, sans qu'il y ait discontinuité. Si quelques-unes des premières présentent des signes de dégénérescence dans leur protoplasme, on peut voir là une action de lyocytose par contact, très progressive, et dont la zone limite est pour ainsi dire impossible à tracer. Le renouvellement se fait par le tissu lui-même, en lui-même, sans intervention d'éléments étrangers : il y a pas métamorphose.

D'ailleurs, à quel moment commencerait-elle ? La prolifération hypodermique se fait de très bonne heure en certains points, là, par exemple, où se forment les appendices : ceux-ci sont des productions dont l'origine remonte à la vie embryonnaire, mais dont le développement est retardé par le mode de vie de la larve : toutes larvaires qu'elles soient, ce sont déjà des formations « imaginales », au même titre que le système nerveux et que les glandes génitales. Si, chez d'autres Insectes, leur apparition est plus tardive, c'est dans une modification plus profonde de la larve qu'il faut rechercher la cause perturbatrice. Les Hyménoptères représentent à ce point de vue un type moyen parmi les Insectes à métamorphoses complètes.

Ce qu'il faut par suite se demander, ce n'est pas pourquoi la prolifération de l'hypoderme se produit lors de la nymphose, mais plutôt pourquoi elle ne s'est pas faite de meilleure heure. C'est la même cause que celle qui retarde le développement des membres : c'est le mode de vie de la larve, en comprenant dans ce terme tous les facteurs qui sont venus modifier l'évolution naturelle et phylogénétique.

Nous pouvons ajouter que l'activité du tissu hypodermique reprend dans son ensemble lorsque la larve abandonne son mode de vie, et que les forces adaptatives ne contrebalancent plus les forces de l'évolution (Giard). Les points où reprend tout d'abord cette activité prolifératrice (replis, voisinage des stigmates), peuvent être considérés comme ceux qui ont le moins souffert de l'adaptation passagère.

Considéré de la sorte, le développement des organes externes de l'Insecte nous apparaît sans métamorphoses ; mais il est continu, avec des périodes de ralentissement, dus à des conditions biologiques passagères ; celles-ci cessant, il reprend son activité.

Trachées. — Elles reçoivent pour ainsi dire le contre-coup de l'activité de l'hypoderme dont elles sont une continuation. Si les trachées larvaires, dans certains cas, ont subi une adaptation trop spéciale, on conçoit qu'elles devront disparaître, et alors pourront intervenir des actions de lyocytose ou de phagocytose ; mais ce n'est point le cas de nos Hyménoptères.

Intestin antérieur et intestin postérieur. — Leur renouvellement est d'un tout autre ordre que celui de l'intestin moyen. On peut les considérer, déjà chez la larve, comme de futurs organes de l'adulte. On peut dire que les cellules qui prolifèrent absorbent peu

à peu le protoplasme des éléments larvaires. et qu'il y a, comme pour l'hypoderme, lyocytose de proche en proche ; mais tout se passe dans le même tissu, sans intervention d'éléments étrangers ; il n'y a pas de métamorphose vèritable, malgré l'énorme allongement de l'œsophage.

Epithélium de l'intestin moyen. — Nous trouvons ici un exemple de lyocytose d'un tissu par des cellules d'origine différente. Nous ne pouvons, en effet, considérer cette progression des éléments de remplacement sur le territoire d'une cellule larvaire comme un simple phénomène mécanique. D'où leur viendrait cette force de pénétration ? De plus, il y a une assimilation de l'ancien protoplasme (en partie au moins), par celui des nouvelles cellules. Or, pourquoi cette assimilation se fait-elle maintenant, alors qu'elle ne se faisait pas auparavant, quand fonctionnait l'épithélium larvaire ? Cela ne peut être dû qu'à une modification chimique : soit affaiblissement de l'élément larvaire, soit suractivité des cellules de remplacement. Cette seconde cause est possible, mais ne peut guère être constatée : il suffit, au contraire, d'examiner la cellule larvaire pour constater qu'elle dégénère sitôt qu'elle ne fonctionne plus, alors que les cellules de remplacement n'ont pas encore commencé leur invasion finale.

L'osmose ne nous paraît guère pouvoir expliquer à elle seule l'accroissement des cellules de remplacemeut au dépens des cellules larvaires, à moins de supposer préalablement, comme nous le faisons, l'action d'un ferment qui rend le protoplasme soluble et dialysable. En supposant même que la membrane de séparation ait disparu, l'apposition pure et simple d'un protoplasme à un autre protoplasme est impossible tant qu'il n'y a pas eu action digestive, c'est-à-dire lyocytose.

Comment expliquer que cette action ne se soit pas produite plus tôt ? Précisément parce que l'équilibre dynamique change lorsque l'organe larvaire cesse de fonctionner, et qu'il est détruit au profit des jeunes éléments, entravés jusque là dans leur développement par l'activité du tissu larvaire.

Dans le cas de l'intestin moyen, ce qu'il y a de très particulier, c'est que les éléments destructeurs sont en même temps reconstructeurs ; il n'en est pas ainsi dans les interventions leucocytaires. Quant à leur origine, elle est, nous l'avons vu, mésodermique,

et, au début, il n'est pas possible de distinguer les cellules de remplacement des leucocytes. Est-ce à dire que ce sont des leucocytes? Ce serait aller trop loin. Tout ce qu'on peut affirmer, c'est que ce sont des cellules embryonnaires; mais ne sont-elles pas déjà spéciales par la position qu'elles vont occuper, et de très bonne heure, tandis que, par la suite, il ne se produira aucune intervention de leucocytes dans cet épithélium?

Toutes les cellules embryonnaires chez les Insectes proviennent à l'origine d'une segmentation périvitelline, et sont toutes très semblables entre elles (sauf déjà les cellules génitales), tant qu'aucune différenciation n'est encore intervenue. Qu'y a-t-il d'étonnant à ce que quelques-unes gardent plus longtemps leur caractère embryonnaire? La division en feuillets blastodermiques n'a rien d'absolu, et l'on tend de plus en plus à n'y voir qu'une manière commode d'exposer les faits, sans attacher aux termes une signification immuable, et sans faire de ces feuillets des entités; il est possible dans certains cas que l'on désigne sous le même nom, dans des groupes voisins, des formations non homologues, et, en tous cas, bien différentes (Léger) [99]. On peut en donner comme preuve l'incertitude où l'on est encore de savoir si l'épithélium larvaire de l'intestin moyen qui nous occupe est endodermique comme on le pensait autrefois, ou bien ectodermique ainsi que le soutient très vraisemblablement Lécaillon [98]. Dans ce cas, l'endoderme ne serait représenté que par des cellules vitellines.

Pouvons-nous, après cela, être très troublés de voir des cellules endodermiques, ou ectodermiques, remplacées par des éléments que nous nommons mésodermiques, à cause de la place où nous les voyons, mais qui proviennent, au même titre que les autres, du blastoderme primitif?

Ce seraient eux, dans notre manière d'envisager les faits, qui constitueraient l'intestin moyen véritablement *primitif* de l'Insecte parfait, au sens phylogénétique du mot, tandis que l'intestin moyen moyen — y compris le proventricule — ne serait qu'un organe d'adaptation.

Remarquons, pour appuyer cette manière de voir, que ces éléments définitifs vont occuper leur place de très bonne heure, avant toute invasion de leucocytes dans d'autres organes, et qu'ils pénètrent ainsi dans des cellules en pleine activité sécrétoire et

digestive : cela seul indiquerait une différence entre eux et les leucocytes proprement dits.

Que leur mode d'action par lyocytose soit très semblable à ce qui se passe pour les leucocytes, cela est fort naturel, les lois de cette lyocytose étant générales pour tous les éléments cellulaires, comme nous le verrons plus loin, à propos du corps adipeux. Suivant une remarque déjà faite, leur activité, suspendue tant que fonctionnait l'organe larvaire, reprend dès que celui-ci a terminé son rôle physiologique.

Glandes de la soie : tubes de Malpighi.— Ce sont encore des organes qui rentrent en régression une fois leur rôle achevé, par suite de leur inactivité ; les cellules qui ne fonctionnent plus s'affaiblissent, et leur infériorité vis-à-vis des tissus voisins les amène à la cytolyse et la caryolyse. Leur régression n'est pas seulement un phénomène passif ; elle se rattache aux faits de lyocytose que nous avons décrits ; mais ici la lyocytose s'exerce à distance sans qu'on puisse l'imputer à un élément déterminé. Les leucocytes peuvent bien y jouer un rôle, mais il semble qu'il soit tardif, sinon accessoire.

Nous avons remarqué que les leucocytes s'approchaient plus tardivement et en moins grand nombre des tubes de Malpighi en régression. On peut se demander si ces organes n'exercent pas une sorte de chimiotaxisme négatif, même après leur mort physiologique, en raison des substances de déchet qu'ils éliminaient et dont ils posséderaient encore des traces.

Les tubes de Malpighi définitifs naissent du même épithélium que les tubes larvaires, (ou plutôt de cet épithélium rénové par prolifération). Ils ont la même signification morphologique et embryologique. On peut donc considérer les seconds comme la continuation dans le temps des premiers, ceux-ci s'étant prêtés à l'adaptation larvaire, et étant devenus, par suite, inaptes à subsister. — Cela n'est pas sans analogie avec le développement du métanéphros des Vertébrés allantoïdiens, aux dépens d'éléments mésodermiques comparables à ceux qui ont formé le mésonéphros dont il est la suite ; mais le métanéphros se substitue au mésonéphros, étant mieux adapté aux nouvelles conditions biologiques.

Muscles. — Ce qui, dans notre interprétation des phénomènes, empêche l'invasion des leucocytes. ce sont les secrétions qui résul-

tent de l'activité du muscle. Cela nous paraît plus simple que d'attribuer l'activité nouvelle des leucocytes, lors de la nymphose, à une excitation se produisant sous l'influence de sécrétions des disques imaginaux, par un retentissement lointain du développement de l'appareil génital (PÉREZ. *Bulletin de la Société Entomologique de France*) [1900]. D'où les glandes génitales tireraient-elles leur suractivité, sinon de la cessation des causes qui en retardaient le développement? Cela nous ramène précisément à notre explication première. Mais on pourrait aussi objecter que la métamorphose, dans certains cas, s'accomplit sans que les produits génitaux arrivent à maturité (Ex. : le Sphinx de l'Euphorbe, en [illegible]).

Les faits nous ont montré que les leucocytes intervenaient au moment où commençait la période d'immobilité ; d'autre part, sur des larves d'Abeille, moins actives encore que celles des Guêpes, nous avons vu des leucocytes s'appliquer contre les muscles à des stades plus jeunes, sans toutefois y causer de lyocytose visible tant que la nymphose n'est pas commencée. Ces observations concordent bien avec notre manière de voir.

Nous insisterons encore sur ce point, qu'une fibre musculaire peut paraître en bon état au point de vue histologique et avoir déjà subi des modifications chimiques, parfois même physiques, visibles à l'œil nu. C'est le cas des larves aquatiques transparentes dont les masses musculaires deviennent opaques dès le début de la nymphose : or, à ce moment, le microscope n'y découvre aucun changement d'aspect ni de structure fibrillaire. Nous pensons donc que toutes les fois que les leucocytes pénètrent dans un muscle, celui-ci est déjà, préalablement, modifié et dégénéré en quelque mesure ; autrement dit, l'action leucocytaire n'est pas la cause de la sénescence, mais sa conséquence ; elle n'est pas le point de départ de la métamorphose, mais un de ses processus.

Mais tous les muscles ne subissent pas la même évolution pendant la nymphose.

Lorsqu'un muscle disparaît entièrement, on peut le considérer comme ayant été surajouté par l'adaptation et comme spécial à la larve.

S'il subsiste avec une modification plus ou moins considérable, c'est qu'il se sera adapté transitoirement à la vie larvaire, mais qu'il a la signification d'un muscle définitif de l'adulte. C'est l'adaptation

qui l'a retardé dans son évolution ; pendant la nymphose, nous avons vu que les gros noyaux larvaires donnaient, dans ce cas, par fragmentation, c'est-à-dire par une division spéciale et hâtive, les petits noyaux imaginaux.

Corps adipeux.— Les cellules adipeuses ont un rôle à part dans l'économie générale de l'Insecte. Après une série de modifications, après cette accumulation de réserves qui les arrêtent dans leurs divisions, beaucoup d'entre elles passent chez l'adulte, tandis qu'un certain nombre semblent disparaître, en tant que cellules, pendant la nymphose. — Les réserves ne sont utilisées que chez l'adulte, sans que les cellules soient nécessairement détruites. Au reste, l'intégrité ou la destruction de ce tissu n'est que de médiocre importance, ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer (Ch. IV. § 3). Les noyaux subissent une fragmentation chromatique accompagnée d'une sorte de bourgeonnement : d'autre part, bien que des leucocytes nombreux se voient entre les cellules adipeuses, souvent contre leur membrane, il n'y a point d'intervention phagocytaire. Cette évolution du tissu adipeux nous paraît mériter plutôt le nom de transformation que celui de métamorphose.

Les cellules excrétrices sont intéressantes par leur rôle de reins d'accumulation, et aussi par la lyocytose qu'elles exercent sur les quelques cellules adipeuses voisines. D'après ce que nous avons observé sur elles, et aussi sur les leucocytes lorsqu'ils attaquent les divers organes (muscles, glandes de la soie, tubes de Malpighi), on peut conclure :

1° Lorsqu'une cellule libre exerce une action lyocytaire sur une autre, cette dernière exerce sur elle un chimiotaxisme positif ; dès lors, le lyocyte s'applique à l'élément qu'il digère.

2° Si les deux éléments sont de dimensions comparables, il peut n'y avoir qu'action par contact.

3° Si le lyocyte est plus petit et s'il possède une grande tension superficielle, il pénétrera dans l'élément qu'il détruit (cas des cellules de remplacement de l'intestin et des cellules excrétrices).

4° S'il est plus grand, il ne pénétrera point ; mais si sa tension superficielle est assez faible, alors même qu'il serait plus petit, c'est le lyocyte qui englobe son aliment et fait de la digestion intracellulaire ou *phagocytose* proprement dite.

5° Le fait qu'un élément en englobe un autre ou se trouve logé à son intérieur, ne peut à priori rien faire présumer de celui des deux qui l'emportera dans cette lutte réciproque par les sécrétions. On rencontre tous les cas possibles dans l'action réciproque des diverses bactéries sur les leucocytes des Vertébrés supérieurs.

6° Enfin la lyocytose peut s'exercer à distance; autrement dit, une cellule est capable de sécréter des ferments qui dissolvent des éléments plus ou moins voisins, et elle peut ainsi se nourrir de leur substance.

6. Conclusions

Ayant résumé à la fin de l'étude histologique des tissus les principaux faits qui se dégageaient de notre étude (p. 87), nous en ferons autant, pour terminer, des quelques idées générales qui en découlent :

1° Il faut réserver le nom de métamorphoses aux cas où il se produit une lyocytose de tissus par l'action de tissus étrangers.

2° Lorsque des tissus sont renouvelés par des éléments du même tissu, quand même ces derniers exercent une action lyocytaire, on n'a affaire qu'à un simple regain d'accroissement que l'adaptation larvaire avait momentanément arrêté. En admettant qu'il y ait pour le tissu lui-même une sorte de métamorphose, ce phénomène ne peut guère être appliqué à l'individu dans son ensemble.

3° Des organes qui disparaissent totalement sont des organes d'adaptation à la vie larvaire.

4° Les actions digestives des cellules les unes sur les autres, ou lyocytose, ont le plus grand rôle dans la destruction des tissus.

5° L'action lyocytaire se fait lorsque l'équilibre dynamique et chimique est rompu par suite de l'inactivité des organes larvaires.

6° Les rapports entre le lyocyte et les éléments digérés peuvent varier ; la lyocytose peut s'exercer à distance, ou par accolement, par pénétration, ou par englobement. Ce dernier cas est celui de la phagocytose. Plusieurs lyocytes peuvent se réunir pour constituer un grand phagocyte. Ces rapports dépendent de la fixité ou de la

mobilité des éléments en présence, de leurs tailles respectives et de leurs tensions superficielles.

7° Ce qui détermine la métamorphose chez l'Insecte, c'est la cessation du régime d'adaptation qui avait modifié la larve. Le changement biologique entraîne une rupture d'équilibre (phénomènes asphyxiques, lyocytose). A ce moment, les forces d'évolution reprennent le dessus sur les forces d'adaptation (GIARD).

8° Ce qui caractérise la métamorphose, c'est l'histolyse d'organes ayant cessé de servir. Des modifications chimiques profondes déterminent l'infériorité dynamique des organes hors d'usage, qui, dès lors, rentrent en cytolyse.

Quand, au cours du développement ontogénique, il ne se produit pas de destruction notable d'anciens tissus, on n'a pas affaire à une métamorphose, mais à des *transformations* qui pourront être plus ou moins considérables (GIARD) [98].

On peut dire d'une manière générale : toutes les fois que par suite d'un changement biologique assez rapide et assez considérable, des tissus ou des organes sont devenus inutiles, et qu'ils subissent une action lyocytaire ou phagocytaire de la part d'éléments appartenant à d'autres tissus, on est en présence de véritables métamorphoses.

Paris, le 15 février 1900.

TABLEAU SYNOPTIQUE DE

		EXTÉRIEUR	TUBE DIGESTIF	CORPS ADIPEUX	MUSCLES DU GROUPE A
LARVE	1	»	Quelques inclusions dans l'épithélium de l'intestin moyen. Arrivée des cellules embryonnaires.	Les cellules adipeuses sont assez petites et peu différenciées.	»
	2	Accroissement du volume du corps.	Phase de repos des cellules de remplacement.	Elles grossissent ; quelques-unes sont lyocytées par les cellules excrétrices.	»
	3	Fin de la vie larvaire.		»	»
PRONYMPHE	4	L'operculation est terminée.	Elles digèrent et rejettent les cellules larvaires. L'intestin moyen se met en communication avec l'œsophage et le rectum.	»	»
	5	»	Rénovation de ceux-ci par prolifération cellulaire.	Les cellules excrétrices se remplissent de granulations (variable).	»
	6	Le développement des yeux et des appendices est visible sous une cuticule.	»	Transformation granuleuse des cellules adipeuses.	Interventi Phagocytose dégénérescence musclos.
NYMPHE	7	Rejet de la cuticule. La taille n'est pas encore pédiculisée ; les appendices céphaliques se développent.	»	»	Leur disparitio
	8	Le segment médiaire se soude au thorax ; la taille se dessine.	Grand allongement de l'œsophage.	Leur noyau s'amincit et se réduit considérablement.	»
	9	Grand développement des appendices ; forme définitive ; les yeux sont encore seuls pigmentés.	Allongement et reploiement de l'intestin postérieur.	Leurs membranes sont parfois déchirées ; les cellules excrétrices ont repris leur aspect primitif.	»
	10	Chitinisation et pigmentation générale.	Formation des glandes rectales.	»	»

MÉTAMORPHOSES DE LA GUÊPE.

MUSCLES DU GROUPE B	MUSCLES DU GROUPE C	GLANDES DE LA SOIE	TUBES DE MALPIGHI	TRACHÉES	SYSTÈME NERVEUX
»	»	»	»	»	»
»	»	»	»	Phase de repos.	»
»	»	Période de sécrétion.	»	»	»
»	»	»	»	»	»
»	»	Régression des glandes et de leur canal.	»	»	Grand développement des cérébroïdes.
s leucocytes. Histolyse des muscles du thorax.	»	»	Régression des tub. larvaires. Dévelop. des tub. imaginaux.	Légère augmentation du calibre des trachées.	»
Naissance des petits noyaux bacilliformes au dépens [illegible] larvaires. Histolyse des n. intestinaux.	Histolyse partielle des muscles abdominaux. Régression de certains noyaux.	Disparition de ces organes.	Disparition des tubes larvaires.	Grand développement des cellules trachéales.	Coalescence du 3me ganglion avec le 2me. Coalescence du 4me.
Les petits noyaux migrent vers la périphérie des faisceaux musculaires thoraciques.	Différenciation des petits noyaux imaginaux.	»	»	Constitution définitive.	Coalescence de 5me avec les précédents.
Formation des noyaux imaginaux des muscles de l'intestin. Allongement des stigmates thoraciques.	»	»	»	»	»
Constitution définitive des muscles du thorax.	»	»	»	»	»

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

des ouvrages cités et des principaux travaux relatifs à l'histologie, à l'embryologie, et aux métamorphoses des Insectes.

ANGLAS [97].. — Métamorphoses. *La Grande Encyclopédie*. Paris 1897.

ANGLAS [98]. — Sur l'histolyse et l'histogénèse du tube digestif des Hyménoptères pendant la métamorphose. — *C. Rendus. Société de Biologie*. Décembre 1898.

ANGLAS [99]. — Sur l'histolyse et l'histogénèse des muscles des Hyménoptères pendant la métamorphose *C. Rendus. Soc. Biologie*. 25 Novembre et 2 Décembre 1899.

ANGLAS [1900].— Note préliminaire sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille. La lyocytose. — *C. Rendus. Soc Biologie*. Janvier 1900.

AUERBACH L. [74]. — Organologische Studien. I. Heft. 1874.

BALBIANI [80]. — Sur la structure du noyau des glandes salivaires de *Chironomus. Zoolog. Anzeiger*. 1880.

BATAILLON [93]. — Métamorphose du Ver à soie et son déterminisme évolutif. — *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*. T. XXV. 1893.

BERLESE [99]. — Osservationi su fenomeni eche avvengono durante la ninfosi degli insetti metabolici. Parte 1ª : Tessuto adiposo. — *Rivista di Patolog. vegetale*. 1899.

BEUGNION [92]. — Recherches sur le développement post-embryonnaire, l'anatomie et les mœurs de *Encyrtus fuscicollis*.— *Recueil Zoologique Suisse*. 1892.

BISSON E. ed. VERSON [91]. — Cellule glandulari ipostigmatche nel *Bombyx mori*. — *Publicationi della stazione zool. di Padova. 1891*.

BIZZOZERO [93]. — *Archiv. f. mikrosc. Anatomie*. XLII. Bd. 1893.

BORDAS [94]. — Tracheal system of larval Hymenoptera. Extr. in : *Journ. R. Micr. Soc. London* 1894 et *C. Rendus. Ac. Sc. Paris* T. 118 n. 12. 1894. Anatomie du tube digestif des Hyménoptères. *C. R. Ac. Sc. Paris* n° 25 et 26. 1894. Anatomie des tubes de Malpighi.—*Bull. Sc. Fr. et Belg.* t. XXVI. 1894.

DE BRUYNES [98]. — Recherches au sujet de l'intervention de la phagocytose dans le développement des Invertébrés. *Archives de Biol.* de Belgique. T. XV. Fasc. 2. 1898.

BUTSCHLI [70]. — Zur Entwicklungs geschichte der Biens. *Zeitsch. f. Wiss. Zool* XX. Bd. 1870.

BUTSCHLI [71]. — Entwicklung und Bau der Samenfaden der Insecten. *Id.* XXI. Bd. 1871.

CAULLERY et MESNIL [1900]. — Sur le rôle des phagocytes dans la dégénérescence des muscles chez les Crustacés. *C. R. Soc Biologie*. Janvier 1900.

CHUN [75]. — Ueber den Bau, die Entwicklung und die physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen. 1875.

CUÉNOT [88]. — Etudes sur le sang des Invertébrés ; note préliminaire *Arch. Zool. Expérimentale*.— Série 2. 1888.

Cuénot [91]. — Le sang et les glandes lymphatiques. *Arch. Zool. Exper.* t. IX. 1891.

Cuénot [96].— Des organes phagocytaires (cellules péricardiales), et des organes excréteurs.— *Arch. Biologie.* 1896.

Cuénot [97]. — Le sang des Invertébrés. — *Arch. Zool. expérimentale.* Série 3, 1877.

Dewitz [78]. — Beiträge zur Kenntniss der postembryonale Gliedmassenbildung bei den Insecten.— *Zeitsch. f. wiss. Zool.* XXX. Bd. Suppl. 1878.

Dewitz [81]. — Ueber die Flügelbildung bei Phryganiden und Lepidopteren. — *Entom. Zeitschr.* Berlin. XXV. Bd. 1881.

Duboscq et Léger [99]. — Sur les tubes de Malpighi des Grillons. — *C. R. Soc. Biologie.* Juin 1899.

Dufour [26]. — Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Coléoptères. — Du tissu adipeux splanchnique.— *Ann. Sc. Nat ;* 1826.

Dufour [42].—Histoire comparative des métamorphoses de *Cetonia* et de *Dorcus.* Tissu adipeux. *Ann. Sc. Nat.* Série 2. 1842.

Fabre [62]. — Etude sur le rôle du tissu adipeux dans la sécrétion urinaire chez les Insectes. — *Ann. Sc. Nat.* Série 4. T. XIX. 1862.

Faussek [87]. — *Zeitch. f. wiss. Zool.* XLV. Bd. 1887.

Frenzel [86]. — Einiges über den Mitteldarm der Insecten so wie über Epithelregeneration. *Arch. f. mikros c. Anat.* XXVI. Bd. 1886.

Ganin [69]. — Beitrage zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte bei den Insecten. — *Zeitsch. f. wiss. Zool.* XIX. Bd. 1869.

Ganin [70]. — Ueber die Embryonalhülle der Hymenopteren und Lepidopteren-embryonen. — *Mém. Acad. Saint-Petersburg.* XIV. Bd. 1870.

Ganin [76]. — Materialen zur Kenntniss der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Insecten (en russe). Warschau 1876. — (Abdruck aus den *Arbeiten der V. Versammluug russischen Naturf. u. Aertze in Warschau.* — 1876).

Résumé par Hoyer dans *Jahresber. der Anat. u. Physiol.* von Hoffmann und Schwalbe, et dans : *Zeitsch. f. wiss. Zool.* t. XXVIII. 1877.

Van Gehuchten [90]. — Recherches histologiques sur l'app. digestif de *Ptychoptera contaminata.* — Etude du revètement épithelial et de sa sécrétion. *La Cellule.* t. VI. 1890.

Giard [77]. — Sur la nécrobiose phylogénique. *Principes généraux de biologie.* 1877. pp. XXIV — XL.

Giard [98], — Transformation et métamorphose *C. Rendus. Soc. Biologie.* Octobre 1898.

Gonin [94]. Recherches sur les métamorphoses des Lépidoptères (*Pieris brassicæ*). — *Bulletin de la Soc. Vaudoise des Sc. Nat.* T. XXX. 1894.

Graber V. [71]. — Ueber die Blutkörperchen der Insecten (*Sitzber. Akad. Wien. Math. naturw.*) Classe LXIV. 1871.

Graber V. [91]. — Ueber die embryonale Anlage des Blut-und Fett-gewebes der Insecten. — *Biol. Centralblatt.* II Bd. 1891.

Grassi [84]. — Interno allo sviluppo delle api nel uovo. — *Atti. accad. Gioenia Scienz. nat. Catania.* Vol. XVIII. 1884.

Heider [89]. — Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus.* Iena 1889.

HÉROLD [15]. — Entwicklungs geschichte der Schmetterlinger. Cassel. u. Marburg. 1815.

HOLMGREN E. [95]. — The branching of the tracheæ in the spinning glands of caterpillars (transition-cells). — *Anat. Anzeger* XI. Bd. 1895, et *Journ. Roy. Microgr. Soc.* 1896.

HURST [90]. — The postembryonic development of a gnat (*Culex*). Manchester. 1890.

JANET [95]. — Etudes sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. — *Mém. Soc. Zoologique de France*. T. VIII. 1895. — *Vespa Crabro*. Histoire d'un nid. T. IX. et *Mem. Soc. acad. de l'Oise*. 1895.

JANET [98]. — Etudes sur les Fourmis, etc. Note 19. — *Mém. Soc. Zool. Fr.* 1898.

KARAWAIEW [97]. — Verläufige Mittheilung über die innere Metam. bei Ameisen. — *Zool. Anzeiger* Nr. 543 — 1897.

KARAWAIEW [98]. — Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. — *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Août 1898.

KOROTNEFF [85]. — Die Embryologie der *Grillotalpa*. — *Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. XLI. 1885.

KOROTNEFF [92]. — Histolyse und Histogenese der Muskelgewebes bei der Metam. der Insecten. — *Biol. Centralblatt*. XII. Bd. 1892.

KOWALEWSCY [85]. — Beiträge zur nachembryon. Entwicklung der Musciden. — *Zool. Anzeiger*. VIII. Bd. 1885.

KOWALEWSKY [86]. — Embryologie der Musciden. *Biol. Centrablatt*. Bd. VI. 1888.

KOWALEWSKY [88]. — Beiträge zur Kenntniss der nachembryon. Entwickl. der Musciden *Zeitch. f. wiss. Zool.* XLV. Bd. 1888.

KOWALEWSKY [89]. — Ein Beitrag zur Kenntniss der Excretionsorgan. *Biol. Centralblatt*. IX. Bd. 1889.

KULAGUIN. [92] Note pour servir à l'histoire du développement des Hyménoptères parasites. *Congrès internation. de Zool.* 2me Session, Moscou. 1892.

KULAGUIN [97]. Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte von *Platygaster*. *Zeitsch f. wiss. Zool.* LXIII. Bd. 1897.

KUNKEL D'HERCULAIS [75]. — Développement des Volucelles. Paris 1875.

LÉCAILLON [98]. — Recherches sur l'œuf et le développement de quelques Chrysomélides. Thèse. Paris. 1898.

LÉGER [98]. — Sur la Structure des tubes de Malpighi. *Ann. Soc. d'Entom.* 1898 et *Bull. Soc. Biol.* 1898.

LOWNE TH. [90]. — Anatomy, Physiology and Development of the Blow-Fly. London 1890 et 1891.

MARCHAL P. [89]. — Acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés. — *Mém. Soc. Zool. de France*. 1889. (Il indique la bibliographie complète concernant l'excrétion chez les Insectes).

MARCHAL P. [94]. — Sur le receptacle séminal des Guêpes. *Mém. Soc. Entom.* 1894.

MARSCHALL [97]. — Contribution à l'étude des Hyménoptères parasites. *C. R. Soc. Biologie*. Déc. 1897.

METSCHNIKOFF [66]. — Embryologische Studien an Insecten. — *Zeitsch. f. Wiss. Zool.* XVI. Bd. 1866.

METSCHNIKOFF [84]. — Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei Wirbellosen und über die mesodermale Phagocyten. — *Biol. Centralblatt.* III. Bd. 1884.

METSCHNIKOFF [92]. — Leçons sur la pathologie comparée de l'Inflammation. — Paris. 1892.

MEYER P. [76]. — Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insecten. — *Jenaiche Zeitschr.* 1876.

MEYER S. [85]. — Die Sogenannten Sarcoplasten. *Biol. Centralblatt* IV. Bd. 1885.

MOBUTZ [97]. — Ueber den Darmkanal der *Anthrenus-Larve* nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. *Arch. f. Naturgeschichte.* 63. Jahrg. I. Bd. 1897.

NASSONOW [86]. — Zur postembryon. Entwicklung von *Lasius flavus.* — Diverses communications en russe. — *Rapports de la Soc. des amis des sc. nat.* (partie zool). Moscou T.I. 1886. — *C. Rendus de la Soc. des Sc. nat. Anthropol. et Ethnogr.* Moscou. T.L. 1887.

PACKARD [74]. — On the transformation of the common house fly, witch notes on other forms. *Proceed. of the Boston Soc. of Natur. Hist.* Vol. XVI. 1894.

PACKARD [86]. — Observations on the development and position of Hymenoptera. *Proceed. Boston Society of Natural History.* May. 1886.

PACKARD [98]. — *Textbook of Entomology.* 1898. Il donne des indications bibliographiques nombreuses sur tous les sujets ayant rapport aux Insectes.

PANCRITIUS [84]. — Beiträge zur Kenntniss der Flügelentwicklung bei den Insecten, Königsberg. 1884.

PEREZ [99]. — Sur la métamorphose des Insectes. — *Bull. de la Soc. Entom. de France.* 1899.

PEREZ [1900]. — Sur l'histolyse musculaire chez les Insectes. — *C. R. Soc. Biologie.* 6 Janvier 1900.

PETERSON [91]. — Die Entwicklung des Schmetterlings nach dem Verlassen des Puppenhülle. — *Deutsche. Ent. Zeitschr.* 1891.

PISSAREW [98]. — Das Herz der Biene. — *Zool. Anzeiger* XXI. Bd. 1898.

PLATEAU [74]. — Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes. — *Mém. Ac. Roy. de Belgique.* Vol XLI. 1874.

PRATT [97]. — Imaginal discs in insects — *Psyche* XIII. 1897.

PRENANT [99]. — Terminaisons intracellulaire et réellement cytoplasmiques chez la larve de l'Œstre du cheval (*Gastrophilus Equi*). C. R. *Soc. Biol.* Juin 1899.

VAN REES [85]. — Over de postembryonontwikkeling van *Musca vomitoria. Maanblad voor Natuurwetenschapen.* 1885.

VAN REES [89]. Beiträge zur Kenntniss der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria. Zool. Jahrbucher* von Spengel. (Anat. u. Ontog); III Bd. 1889.

RENGEL [96]. — Ueber die Veranderung des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose. Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. LXII 1896.

RIBBERT [89]. — Contractilité des cellules endothéliales. *Beitrage zur patkolog. Anatomie* von Ziegler. 1889.

ROULE [94]. — *Embryologie comparée.* 1894.

SADONES [95]. — *La Cellule.* t. XI. 1895.

SCHAFER [89]. — Beiträge zur Histologie der Insecten. Bauchdrusen bei Schmetterlinglarven. — *Zool. Jahrbucher* (Abth. f. Anat) III. Bd. 1889.

SCHNEIDER [87]. — Ueber den Darmkanal der Arthropoden, besonders der Insecten. Zool. Anz. 1887.

SERRAT. [99]. — Contribution à l'étude des Hyménoptères parasites. *Ann. Sc. Nat. Zool.* 8e série. T. X. 1899. Il indique la biliographie relative à la morphologie des Hyménpotères.

SWAMMERDAM [1735] *Bijbel der Natuure.* 1735. Edition allemande. Leipsig. 1752.

TERRE [99]. — Contribution à l'étude de l'histolyse et de l'histogenèse du tissu musculaire chez l'Abeille. *C. R. Soc. Biologie.* 11e série T. I. Nov. 1899.

TERRE [1900]. — Sur l'histolyse musculaire des Hyménoptères. — *C. R. Soc Biol.* 27 Janvier 1900.

TICHOMIROV [82] — Histoire du développement du Ver à soie — (*Bombyx Mori*) *Travaux du laboratoire de Zoologie de Moscou.* 1882.

TICHOMIROV [90]. — Ueber die Entwicklung der Calandra granaria. *Biolog. Centralblatt.* X. Bd. 1890.

ULJANIX [72]. — Remarques sur le développement postembryonnaire de l'Abeille, (en russe). *C. R. Soc des Amis des Sc. Nat.* (*Anthrop et Ethn*). Moscou. Vol X. 1872.

VERSON [90]. — Die Schmetterlingsflügel und die sog. Imaginalscheiben desselben. *Zool. Anz.* XIII. Bd. 1890.

VIALLANES [32]. — Histologie des Insectes et phénomènes accompagnant le développement post-embryonnaire — *Ann. Sc. Nat. Zool.* Série 6. T. XIV. 1882.

VIALLANES [91]. — Développement de la Mante religieuse. *Ann. Sc. Nat. Zool.* 1891.

VOELTZKOW [89]. Entwicklung im Ei von *Musca vomitoria. Arbeit. Zool. Zoot. Instit.* Wurtzburg. IX. Bd. 1889.

WEISSMANN [63]. — Die Entwicklung der Dipteren im Ei. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* XIII. Bd. 1863.

WEISSMANN [64]. Die nachembryonale Entwicklung der Musciden (*Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*) *Zeitschr. Zool.* XIV. Bd. 1884.

WEISSMANN [66]. — *Corethra plumicornis. Zeitschr. Zool.* XVI. Bd. 1866.

WHEELER [89]. — The Embryologie of *Blatta germanica and Dorytera decemlineata. Journal of Morphologie.* Vol. III. 1889.

WHELER [93]. — Contribution to Insect Embryology. *Journal of Morphology.* Vol. VIII. 1893.

WIELOWIEJSKI [82]. Studien über die Lampyriden. — *Zeitsch. f. wiss. Zool.* XXXVII. Bd. 1882.

WIELOWIEJSKI [83]. — Ueber den Fettkörper von *Corethra plumicornis* und seine Entwicklung. *Zool. Anz.* 1883.

WIELOWIESKI [86]. — Ueber das Blutgewebe der Insecten. — *Zeitschr. f. wiss. Zool.* XLIII. Bd. 1886.

WISTINGHAUSEN [90]. — Ueber Tracheenendigungen in den Sericterien der Raupen — *Zeitsch. f. wiss. Zool.* XLIV. Bd. 1890.

WOINOW. [98]. — Sur le tube digestif des Odonates. *Bull. de la Soc. de Roumanie.* Bucarest. 1898.

WOODWORTH. [89]. — Studien on the embryological development of *Euvanessa Antiopa.* Cambridge. 1889.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ :

Botanique. — La membrane cellulosique et ses modifications.

Géologie. — L'Éocène inférieur du Bassin de Paris.

Vu et approuvé :

Paris, le 15 Mars 1900.

POUR LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

L'Assesseur,

L. TROOST

Vu et permis d'imprimer :

POUR LE VICE-RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

L'Inspecteur d'Académie,

A. LAVIEVILLE

Lille Imp. L. Danel

EXPLICATION DES PLANCHES XIX A XXIII

N. B. — Toutes les indications, sauf mention spéciale, concernent la Guêpe. Les stades indiqués dans le texte des planches se rapportent au tableau synoptique.

Lettres communes à toutes les figures.

a.	Aile.
c. ad.	Cellule adipeuse.
c. ép.	Cellule d'origine épithéliale
c. g.	Ganglion cérébroïde.
c. ex.	Cell. excréto sécrétrice.
ch.	Chitine.
cj.	Cell. conjonctives.
cl.	Cloison mediane.
cr.	Cœur.
c. rpl.	Cell. de remplacement.
c. spr.	Cell. du septum péricardique
c. tr.	Cell. trachéales.
ép.	Épithélium.
ép.dég.	Epith. en dégénérescence.
ép. i.	Épith. imaginal.
ép. lv.	Epith. larvaire.
end. m.	Endothélium musculaire.
ex.	Excréta intra-cellulaires.
g	Ganglion nerveux.
gl. s.	Glande de la soie.
gn	Glande génitale.
gn'	Appendices génitaux.
hy	Hypoderme.
i. a.	Intestin antérieur.
i. m.	Intestin moyen.
i. p.	Intestin postérieur.
in.	Inclusions.
J.	Jabot.
l.	Petit leucocyte.
l'	Petit leucolyte ayant pénétré dans un muscle.
l. dg	Leucocyte dégénérant.
L.	Grand leucocyte.
m.	Muscle.
mb. pr.	Membrane péritrophique.
m. c.	Muscles circulaires de l'intestin.
m. l.	Muscles longitudinaux.
m. hyn.	M. en histogénèse.
m. ly.	M. en histolyse.
m. v. l.	M. vibrateur longitudinal.
myo.	Myoplasme.
n.	Noyau.
n. dg.	Noyau en dégénérescence.
n. hyn.	Noyau en histogénèse.
n. lv.	Noyau larvaire.
Nr.	Sac noir.
œ.	Œnocyte.
p.	Patte.
pr.	Proventricule.
R.	Rectum.
r. gls.	Réservoir des glandes de la soie.
s. n.	Système nerveux.
spl.	Sarcoplasme.
s. pr.	Septum péricardique.
st.	Stigmate.
t. ad.	Tissu adipeux.
t. cap.	Tubes capillaires.
t. ex.	Canal excréteur de la soie.
T. M.	Tubes de Malpighi larvaires.
t. m.	Tubes imaginaux.
tr.	Trachées.
ur.	Urates.
v.	Vacuoles.
vil.	Villosités.

Planche XIX.

Fig. 1. — Coupe longitudinale d'une larve de Guêpe (Stade 2). On n'a pas figuré les détritus qui remplissent le sac noir *Nr*; m_1 muscles du pharynx; ip_1, ip_2, ip_3, les trois parties de l'intestin postérieur.

Fig. 2. — Coupe frontale d'une pronymphe (St. 6); *m*, muscle du thorax en histolyse; m_1, m_2, m_3, m_4, muscles où se produit de la phagocytose.

Fig. 3. — Coupe longitudinale d'une jeune nymphe (St. 7); *m. hgn*, muscles du thorax où apparaissent les noyaux imaginaux (voir Pl. XXII, fig. 51); *m*, muscles ne subissant pas de phagocytose; *L*, grands leucocytes très éosinophiles, distribués par groupes.

Fig. 4. — Coupe d'une nymphe âgée (St. 9); *oc*, ocelles. Les ganglions sont soudés, de la deuxième paire à la cinquième (g_2 à g_5).

Fig. 5. — Coupe transversale d'une très jeune larve (St. 1).

Fig. 6. — Région *pr* de la fig. 1, plus grossie; *pr*, proventricule non pourvu de cellules de remplacement; *vœ*, valvule œsophagienne. L'épithélium de l'intestin antérieur *ia*, est déjà plus épaissi au point où il prolifère ultérieurement.

Fig. 7. — Epithélium larvaire de l'œsophage.

Fig. 8. — Coupe longitudinale de la partie postérieure de l'Abeille. L'épithélium de l'intestin postérieur est stratifié, contrairement à ce qui existe chez la Guêpe.

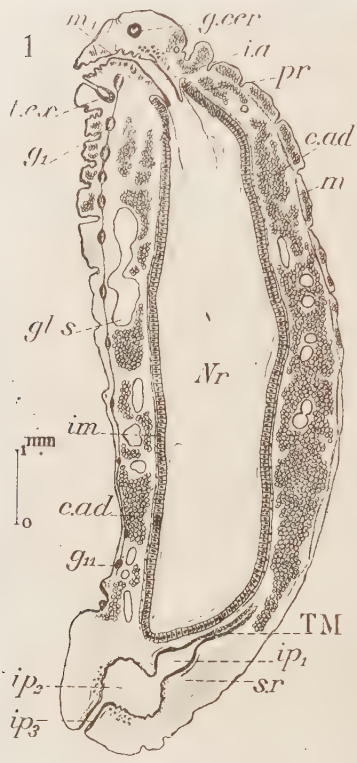
Fig. 9. — Région agrandie de la fig. 8; ip_1, lame épithéliale limitant le fond de l'intestin postérieur et qui sera ultérieurement détruite; ep_1, région de l'épithélium larvaire qui prolifère.

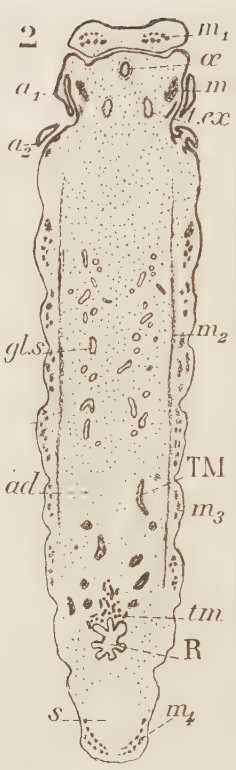
Fig. 10. — Coupe sagittale de la première partie de l'intestin postérieur de la Guêpe (pronymphe, Stade 6). Les tubes de Malpighi définitifs prennent naissance de l'épithélium imaginal *ep. i.*

Fig. 11. — Région *ep. i* agrandie de la figure 10; *ep. l*, épithélium larvaire n'ayant pas encore subi de rénovation; *cj.m*, conjonctif entourant les tubes de Malpighi définitifs.

Fig. 12. — Coupe longitudinale (St. 2) passant par les bourgeons des pattes (même larve que fig. 1).

Fig. 13. — Bourgeons des appendices au stade 7 (même nymphe que fig. 3).


1
m_1
g.cer
i.a
pr
t.ex
g_1
c.ad
m
gl s
Nr
im
mm
1
0
c.ad
g_n
TM
ip_1
ip_2
sr
ip_3


2
m_1
æ
m
ex
a_1
a_2
gl.s
m_2
t.ad
TM
m_3
tm
R
s
m_4

g.cer
g_1
g
3
4
5
m.ly
c.ex
t.ad
c.tr
g_{10}
g_n
im_2
gt'_1
gt'_2
gt'_3
0
1mm

5
c
m
gl.s
Nr
im
c.ad
s.n
0
500μ

0
50μ
9
im
ip_1
ep_2
ep_1
c.ad

J. Anglas del.

4
oc
g.cer
g.s.ar
p.lb
m.v.l
ap
sq.m
t.ad
gn
tm
R
mm
10
TM
tm
im
L
m
ep.l
ip1
ep.l v
s.r
c.ad
cj
8
ip2
gt1
gt2
ip3
ip1
300μ
200
100
0
cj m
tm
L
ep.l
ip1
ip2
ip3
500
0μ
13
ia
200μ
100
0
m.oc
ep.lat v
cj
11
ep.l v
0 10 20 30μ
50μ
t.e.c
p1
p2
p3
12

Planche XX.

Métamorphose de l'intestin moyen.

Fig. 14. — Stade jeune (St. 1) : il n'y a pas encore de cellules de remplacement ; *in*, inclusions ; *ex*, excréta.

Fig. 15. — Stade à peine plus âgé ; *v*, vacuoles.

Fig. 16. — Rejet de la partie supérieure des cellules épithéliales : la base constitue l'épithélium larvaire.

Fig. 17. — Stade jeune chez l'Abeille, faisant suite aux précédents : *c. emb*, cellules embryonnaires venant se placer entre les cellules larvaires pour constituer les cellules de remplacement *c. rpl*. — Coupe transversale. Hématoxyline.

Fig. 18. — Stade un peu plus avancé (Abeille). Picrocarmin.

Fig. 19. — Stade plus âgé, encore chez l'Abeille. Les cellules de remplacement se sont divisées. Coupe longitudinale. Hématoxyline.

Fig. 20. — Stade correspondant chez la Guêpe (St. 2). Les cellules de remplacement sont ici engagées dans la base des cellules, plus souvent qu'elles ne sont placées entre elles.

Fig. 21. — Stade larvaire (St. 3).

Fig. 22. — Portion agrandie de la fig. 21. Les cellules de remplacement *c. rpl* commencent à proliférer.

Fig. 23. — Très jeune pronymphe (St. 4). Le sac noir est rejeté. Les glandes de la soie sécrètent encore.

Fig. 24. — Région agrandie de la fig. 23. Les cellules larvaires ont pris une forme en massue : les cellules de remplacement se multiplient.

Fig. 25. — Stade correspondant chez l'Abeille.

Fig. 26. — Les cellules de remplacement rentrent en contact avec la base des cellules larvaires et s'accroissent à leurs dépens. On constate la dégénérescence du protoplasme et du noyau, à la partie supérieure.

Fig. 27. — Vue d'ensemble de la coupe l'intestin moyen au moment où la partie supérieure des cellules larvaire est rejetée.

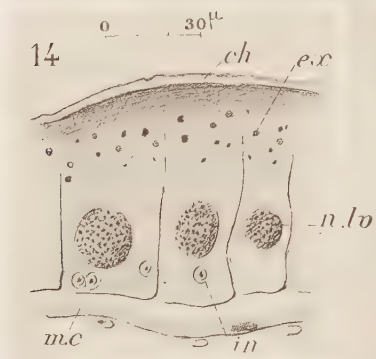
Fig. 28. — Région agrandie de la fig. 27. Les cellules de remplacement forment un anneau continu, et constituent l'épithélium imaginal *ep.i.*

Fig. 29. — Les territoires cellulaires de l'épithélium imaginal se délimitent.

Fig. 30. — Organisation de la structure chromatique des noyaux imaginaux.

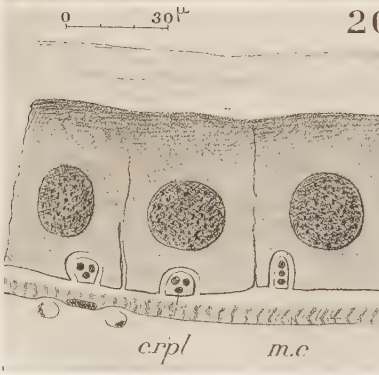
Fig. 31 et 32. — Achèvement de la constitution de l'épithélium imaginal de l'intestin moyen.

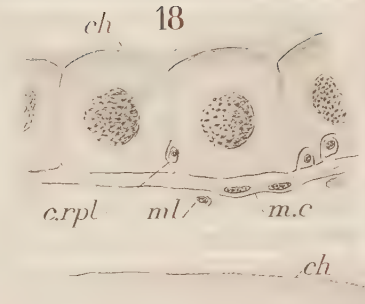
Fig. 33. — Portion agrandie de la région *j* de la fig. 4 : *j*, jabot formé par un renflement de l'œsophage situé dans l'abdomen ; sa surface interne est tapissée de villosités *vil.*

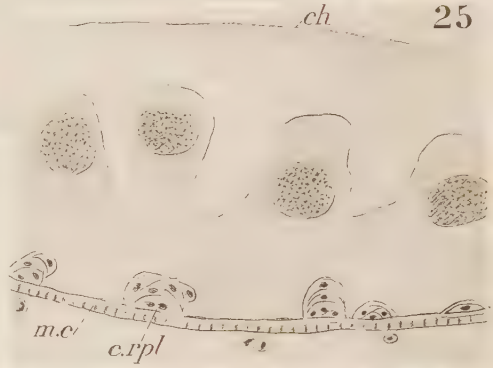

0 30µ
14
ch
ex
n.lv
m.c
in

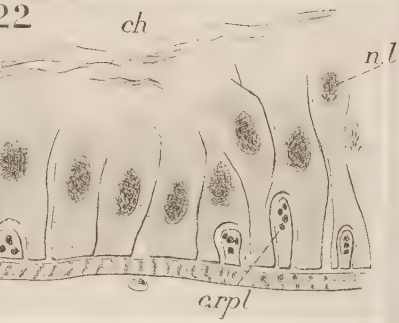
15
0 30µ
v
n
in

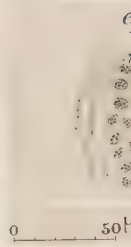
16
dg
v
n.lv
in

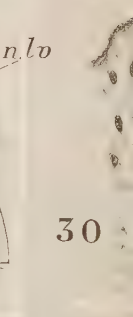

0 30µ
20
ch
crpl
m.c
ml
n.lv


ch
18
crpl
ml
m.c


ch
m.c
crpl


22
ch
n.lv
crpl


0 50µ
25


30

J. Anglas dél.

Héliotypie E. Le Deley, 71, Rue Claude-Bernard, Paris.

Planche XXI.

Histolyse des muscles.

Fig. 34. — Coupe transversale du sphincter rectal (St. 4), peu après le rejet du sac noir. Les fibres musculaires montrent déjà des noyaux en régression.

Fig. 35. — Même région (St.5) ; *n. dg*, noyaux en dégénérescence ; *n. fr*, noyaux en fragmentation ; *l*, petits leucocytes appliqués contre les fibres musculaires ; *L*, leucocytes de plus grande taille, présentant des vacuoles.

Fig. 36. — Coupe tangentielle des muscles de la région postérieure de l'intestin moyen (St. 6). Invasion de leucocytes, *l*, *l'* ; les noyaux larvaires dégénèrent *n. dg*, entourés de sarcoplasme hypertrophié.

Fig. 37. — Histolyse plus avancée des fibres musculaires périntestinales (St. 7). Les fibres ont notablement diminué de volume.

Fig. 38. — Stade plus avancé (St. 8). Les fibres sont minces, fragmentées ; leur disposition générale persiste ; les leucocytes *l*, *l'* sont nombreux ; il est difficile de discerner, parmi les petites masses chromatiques, ce qui revient aux leucocytes et aux restes des noyaux larvaires.

Fig. 39. — Coupe transversale, sur une nymphe à peine plus âgée (St. 8). Les muscles circulaires de l'intestin moyen, *mc*, ont pris une disposition plus régulière. On voit un noyau larvaire persistant, avec de petits éléments chromatiques.

Fig. 40 et 41.— Muscles circulaires de l'intestin chez le Frelon (St. 9) ; le noyau larvaire *n. lv* se fragmente et produit de très petits noyaux formés de un ou deux fragments chromatiques, bientôt entourés d'une fine membrane.

Fig. 42. — Les mêmes muscles chez le Frelon adulte. On voit les petits noyaux en chapelet, à côté d'un noyau larvaire en dégénérescence *n. dg* ; *ép. i*, épithelium définitif de l'intestin moyen.

Fig. 43. — Guêpe. Stade 7. Epithélium de l'intestin postérieur *ép. i* en voie de rénovation par prolifération ; *cj*, conjonctif qui l'entoure, attaqué par des leucocytes.

Fig. 44. — Stade très jeune d'Abeille (St. 1). Quelques leucocytes *l*, *l'*, se logent déjà contre des muscles *m. lv*.

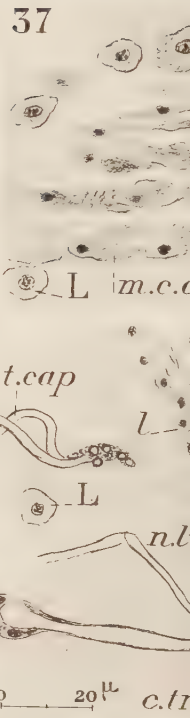
Fig. 45. — Invasion de leucocytes *l*, *l'*, dans les muscles de la région abdominale postérieure (m_4 de la fig. 2). Stade 6. Le sarcoplasme est hypertrophié et prend les colorants nucléaires. Les noyaux dégénèrent et se fragmentent, *n. dg* ; *my*, myoplasme du muscle larvaire.

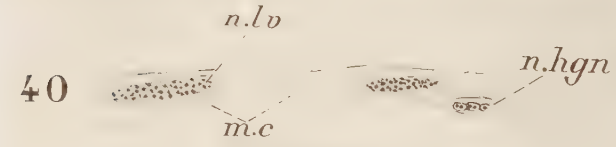
Fig. 46. — Phase plus avancée.

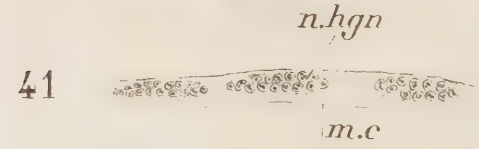
Fig. 47. — Phase plus avancée encore (muscles m_4 de la fig. 2).

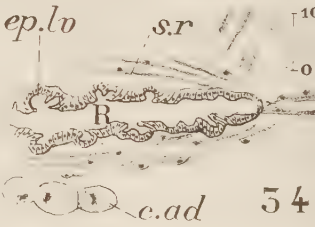
Fig. 48. — Muscles du thorax en pleine histolyse (Stade 6). — Voir la suite sur la fig. 51).

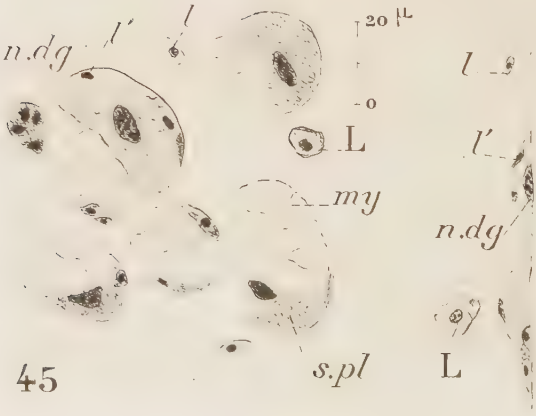
35
n.dg
l
L
n.fr
0 20 μ
n.dg


37
L
m.c.
t.cap
l
L
n.l
0 20 μ
c.t

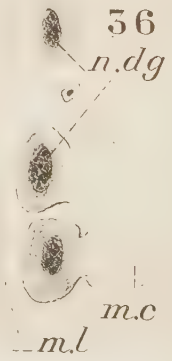

n.lv
40
n.hgn
m.c


n.hgn
41
m.c


ep.lv
s.r
R
c.ad
34


n.dg
l'
l
20 μ
0
L
my
45
s.pl

l
l'
n.dg
L


36
n.dg
m.c
m.l

43
cj
l
0

J. Anglas del

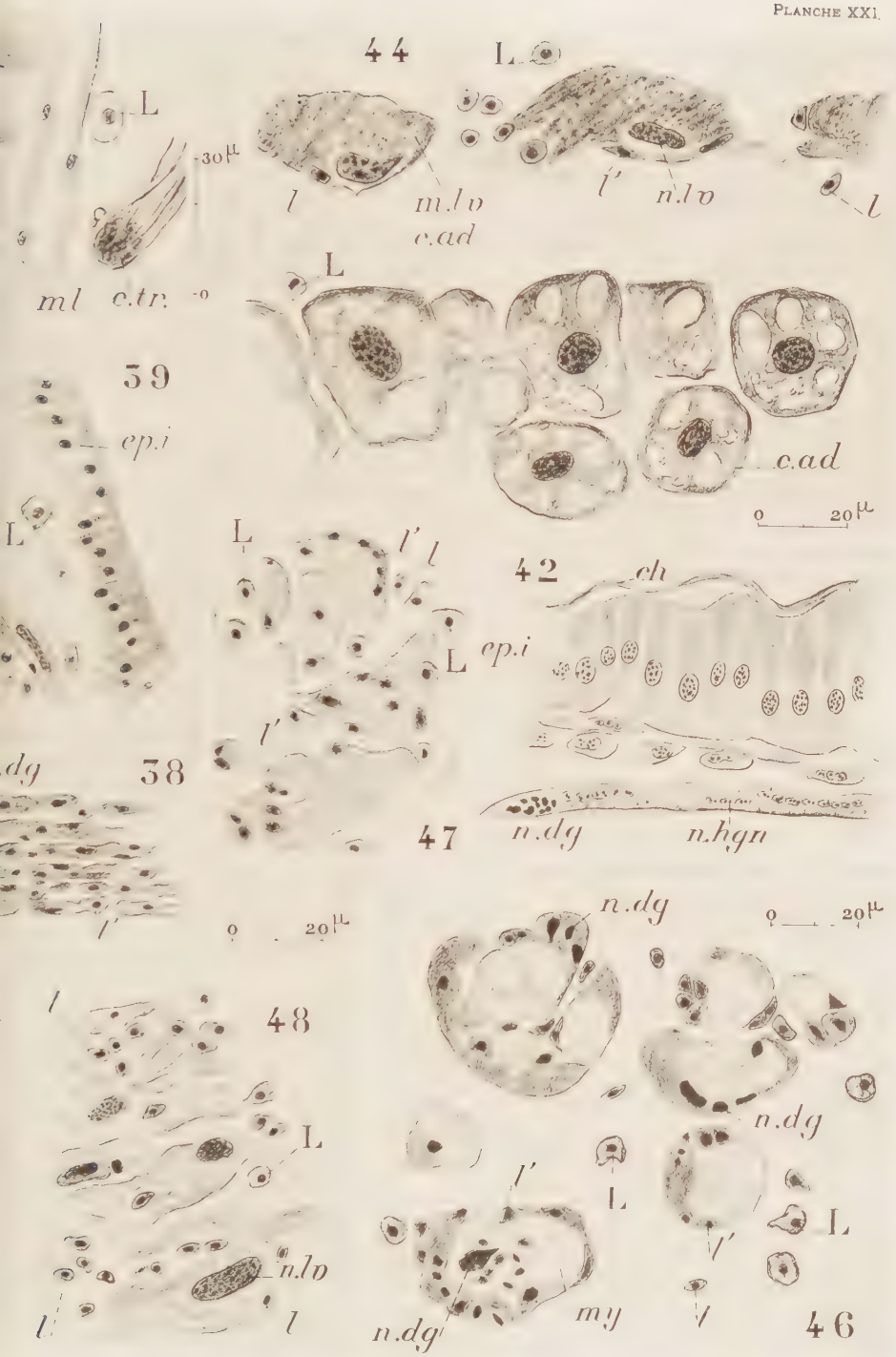

44
L
l
m.lv
c.ad
l'
n.lv
l
L
30μ
ml
c.tr.
39
ep.i
L
c.ad
0 20μ
L
l'
l
L
l'
42
ch
ep.i
38
dg
47
n.dg
n.hgn
l'
0 20μ
n.dg
0 20μ
48
l
L
n.lv
l
l
n.dg
l'
L
L
l'
n.dg
my
46

Planche XXII.

Histolyse et histogenèse des muscles ; hypoderme ; cœur.

Fig. 49. — Invasions de leucocytes *l*, dans le sarcoplasme des muscles (m_3 de la fig. 2) (St. 6). — Ils s'insinuent de préférence dans les angles rentrants du sarcoplasme hypertrophié. La striation du myoplasme est encore visible.

Fig. 50. — Les leucocytes s'insinuent dans le sarcoplasme le long des fibres suivant les lignes de moindre résistance ; les noyaux sont en dégénérescence.

Fig. 51. — Muscles du thorax d'une nymphe (St. 7). Région agrandie de la fig. 3 ; *n. hg*, petits noyaux en batonnets, naissant de noyaux larvaires ; *n. dg*, noyaux larvaires en dégénérescence ; *l. dg*, leucocytes interposés qui rentrent en chromatolyse.

Fig. 52. — Suite de l'histogénèse des muscles du thorax (vibrateurs transverses) (St. 8). Les noyaux imaginaux *n. i* émigrent vers la surface de la fibre.

Fig. 53. — Même stade, un peu plus avancé ; muscles vibrateurs longitudinaux en coupe oblique ; les noyaux imaginaux *n. i* s'organisent.

Fig. 54. — Début du stade 9. Les leucocytes interposés entre les fibres diminuent de nombre. Le striation réapparaît.

Fig. 55. — Stade 9. Muscles vibrateurs longitudinaux (*mvl*), près de l'insertion sur l'apodème (*ap*). (Région agrandie de la fig. 4). Les leucocytes ont disparu.

Fig. 56. — Muscles sous-hypodermiques en pleine histolyse *m. hy* ; portion agrandie de la fig. 3. (St. 7) ; *hy*, *i* ; hypoderme imaginal ;

Fig. 57. — Développement des muscles *m* du labre, au dépens de myoblastes restés précédemment indifférenciés. Stade 8.

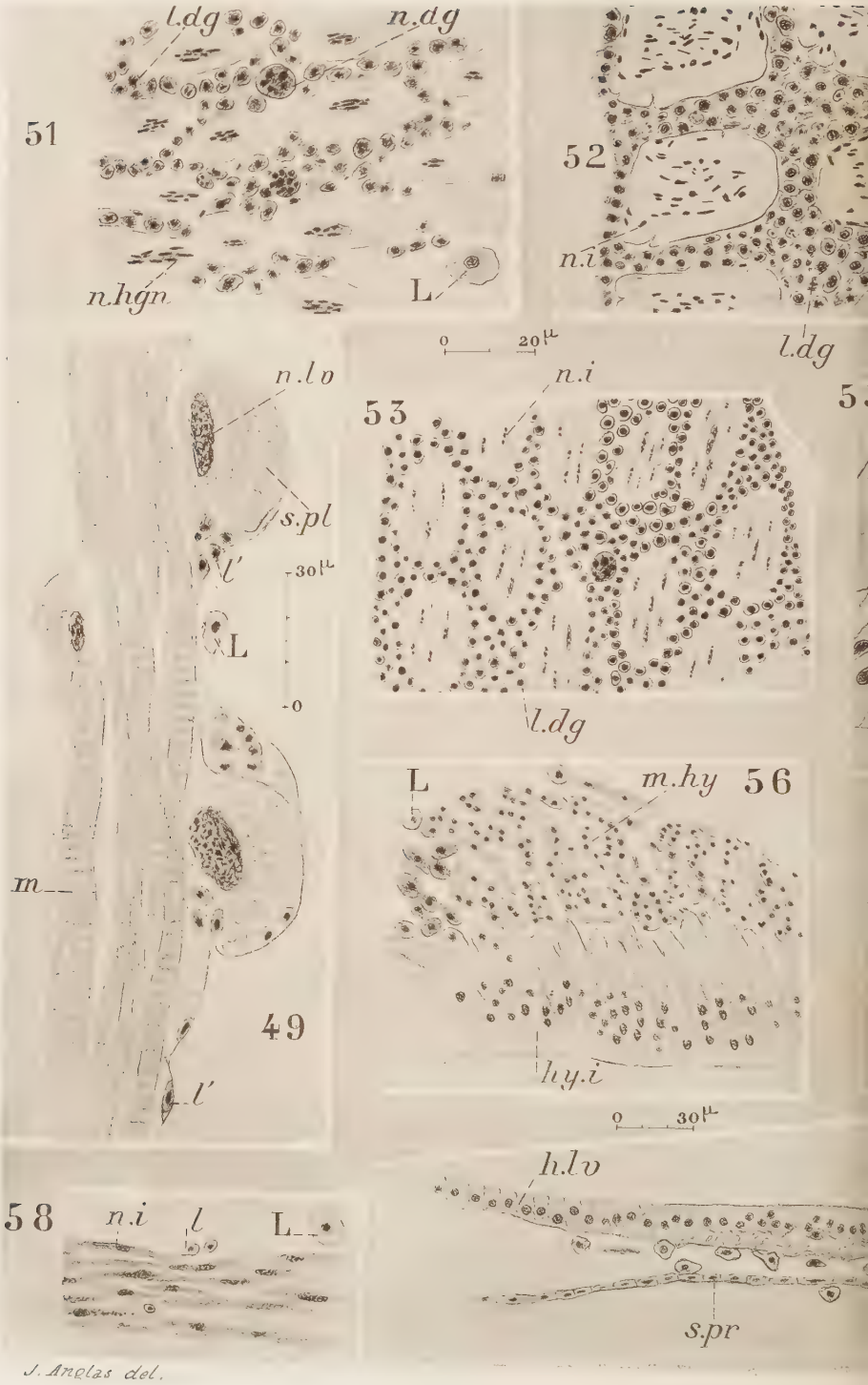
Fig. 58. — Suite du développement précédent ; *n. i*, noyaux imaginaux.

Fig. 59. — Glande salivaire en dégénérescence. (St. 6, au début) ; les noyaux se fragmentent, le protoplasme devient vacuolaire. Les cellules perdent leur contour. Arrivée de leucocytes. — Voir fig. 63, pl. XXIII.

Fig. 60. — Portion agrandie de l'hypoderme de la région dorsale de la fig. 3. (St. 7) ; *hy. i*, repli où l'hypoderme imaginal se forme par prolifération, celle-ci s'étend très peu en arrière (à droite de la figure), mais surtout en avant (vers la gauche), où l'on voit l'hypoderme larvaire en dégénérescence *hlv. dg*; il est encore bien conservé plus en avant en *hlv*.

Fig. 61. — Portion très grossie de la coupe transversale d'une larve, région du cœur. (St. 3) ; *cr*, cavité du cœur, limitée par *end*, *m*, endothélium dont la face interne présente une différenciation musculaire st. irée ; *c. spr*, cellules du septum pericardique ; *c. ad*, cellules adipeuses ; *c. ex*, cellule excrétrice contenant des granulations réfringentes d'urates *ur* ; *cl*, cloison médiane hypocardiale.

Fig. 62. — Suite du septum péricardique. (Il devrait être placé horizontalement, à la suite et à la droite de la figure précédente). Les cellules *c. spr*, sont encadrées dans une mince membrane.


51
l.dg
n.dg
n.hgn
L
52
n.i
l.dg
0 20μ
n.lv
s.pl
l'
30μ
L
0
m
49
l'
n.i
53
l.dg
L
m.hy
56
hy.i
0 30μ
h.lv
s.pr
58
n.i
l
L
J. Anglas del.

54
61
l.dg
n.i
c.ad
end.m
L
cr
c.spr
c.e.r
ur
m.v.l
L
ol
l
0
30μ
n.dg
l'
30
l
l'
L
57
ap
30μ
n.hg
L
m
c.spr
l
0
30μ
62
0
50μ
hy.i
60
0
30μ
L
s.pr
L

Planche XXIII.

Fig. 63. — Canal excréteur d'une glande de la soie *t. ex.* Début de la dégénérescence. (St. 6). Voir la fig. 59. Pl. XXII).

Fig. 64. — Hypoderme d'Abeille (fin de la période larvaire) ; *ep. lv*, épithelium larvaire ; *c. ep*, cellules à aspect glandulaire se détachant de l'épithelium, s'hypertrophiant, et venant contre la membrane basale.

Fig. 65. — Hypoderme larvaire de Guêpe, en prolifération, *ep. hgn*, au niveau d'un segment abdominal. Les cellules provenant de la division de cellules se rangent assez régulièrement en files normales à la surface.

Fig. 66. — Coupe frontale au niveau d'un stigmate *st.* (Stade 8) ; l'épithélium *ep. i* se substitue peu à peu à l'épithélium larvaire *ep. lv.*

Fig. 67. — Portion agrandie de la figure 66 ; *ch.* mue chitineuse. *St.* cellules stigmatiques.

Fig. 68. — Palpe labial de nymphe (St. 9) ; portion agrandie de la fig. 4 ; *ts*, terminaisons sensorielles.

Fig. 69. — Hypoderme de Frelon, peu après la nymphose ; *mhy*, muscles en histolyse ; *ep. lv*, hypoderme larvaire rejetant la partie externe de la cellule.

Fig. 70. — Bourgeon d'une patte. Larve de Guêpe. (St. 2), région agrandie de la fig. 12 ; *c.j*, cellules conjonctives indifférenciées donnant le mésoderme (myoblastes).

Fig. 71. — Cellules adipeuses d'une larve de Guêpe. (St. 2) ; les cellules excrétives *c. ex*, ne contiennent pas d'urates, mais de très petites inclusions chromatophiles. Les cellules adipeuses au contact de ces cellules *c. ex*, sont souvent en dégénérescence, *c. ad. dég.*

Fig. 72. — Même stade. Des cellules excrétrices *c. ex.* pénètrent dans les cellules adipeuses et les lyocytent ; *n. dg*, noyau en dégénérescence ; le noyau d'une des cellules, en bas et à droite, achève une division directe.

Fig. 73. — Coupe longitudinale d'une jeune nymphe. (St. 6) ; région agrandie de la fig. 3) ; *ép. i*, épithelium de l'intestin moyen *im*, lequel contient des restes de cellules larvaires rejetées (soit de l'intestin moyen, soit du proventricule) ; *TM*, tubes de Malpighi ; ils sont en dégénérescence ; le contenu des cellules adipeuses *c. ad*, est transformé en granules ; *c. ex*, cellule excrétrice.

Fig. 74. — Même stade ; *œn*, œnocyte.

Fig. 75. — Région dorsale d'une nymphe (St. 7) ; *m*, muscles extenseurs dorsaux, dérivant directement des muscles larvaires ; *n*, noyaux imaginaux ; *L*, leucocytes hypertrophiés, très éosinophiles, disposés par groupes à chaque segment. (Voir fig. 3).

Fig. 76. — Coupe transversale d'une jeune larve d'Abeille. Les cellules trachéales *c. tr* se développent plus tôt que chez la Guêpe.

Fig. 77. — Cellule trachéale d'une nymphe de Frelon ; *tr*, trachée ; *t. cap.*, tube capillaire entouré d'une mince couche protoplasmique.

Fig. 78 à 83. — Cellules trachéales de la Guêpe. (Stade 6). Portions agrandies de la fig. 3, prises au voisinage de l'intestin et à la base des appendices de la bouche ; dispositions diverses des tubes capillaires partant des cellules trachéales.

ep.i
m.l
c.tr
l
c.ex
TM
l.m
m.c
L
n.dg
0
30µ
c.ad
72
n.dg
c.ex
71
c.ad.dg
c.ex
c.ad
-30µ
-0
cen
74
c.ad
c.ex
ep.hgn
ep.lv
65
0
30µ
n.dgn
c.ad
ep.i
ch
st
67
J. Anglas del

ep.lv
c.ep
75
hy
0 30μ
m
n
n dg
L
L
76
l.s
ctr
ep.l
im
69
ep.lv
m.hy
0 200μ
st
ep.i
tr
66
c.ad
ep.lv
70
0 30μ
c.ad
cj
ep.i
20μ
0
tr
c.tr
77
L
78
t.cap
83
20μ
0
L
82
c.tr
81
c.tr
200μ
0
68
0 20μ
t.cap
80
79